



Города как «арены» микроэволюционных процессов.

Урбанизация «диких» видов птиц и других позвоночных как приспособление и формообразование

*Фридман Владимир Семёнович
Суслов Валентин Владимирович*

Рецензенты:

Жанна Ильинична Резникова — д.б.н., проф., зав. кафедрой сравнительной психологии НГУ, зав.лабораторией поведенческой экологии сообществ Института систематики и экологии животных СО РАН.

Владимир Михайлович Галушин — д.б.н., проф. кафедры зоологии и экологии, Институт биологии и химии МПГУ.

На обложке. Зарянка, зимующая в Главном Ботаническом саду РАН, таскает кусочки хлеба из урны. Фон. Альтернативная организация городского пространства, фотографии вдоль одной улицы в Новых Мытищах. Передняя сторона — нормальный советский квартал, с пространством между домами, зелёными насаждениями и прочим, что необходимо для здоровья жильцов, задняя - нынешний строительный рак, с притиснутыми друг к другу башнями и гаражами. В 2000-х годах это ещё был луг с жёлтыми трясогузками, варакушками, чибисами, где люди гуляли или шли по нему в Пироговский лес, ещё пока виднеющийся на горизонте за башнями. Стройбизнес ради своих прибылей отнял общественное пространство, нужное для рекреации и восстановления сил;и продолжает отнимать.

Светлой памяти ушедших коллег и наставников в изучении городской фауны, урбанизации «диких» видов птиц и млекопитающих, изменений экологии и поведения в городских популяциях — Натальи Николаевны Мешковой¹ и Вадима Вадимовича Корбута². Общение с ними, их благожелательная, но жёсткая критика немедленно выявляли неполноту результатов и/или слабость теоретизирования, на них опирающегося, что крайне способствовало улучшению того и другого. Очень горько, что эту книгу с ними уже не обсудишь....

¹<http://psy.msu.ru/people/meshkova.html>

²<https://istina.msu.ru/profile/korbutvv/>

Оглавление

Введение. Урбанизация как «лаборатория» микроэволюции **8**

Глава 1. Города как «арены» микроэволюционных процессов **32**

Резюме 32

1.1. Расщепление популяционной системы вида: динамичные vs консервативные популяции 33

1.2. Микроэволюция в городах идёт быстрее всего 56

Глава 2. Урбанизация — не доместикация 70

Резюме 70

2.1. Сходства, вводящие в заблуждение 71

2.2. Урбанизация как приспособление и формообразование 73

2.3. Становление городской популяции — «сортировка» вместо отбора 81

2.4. Отбор в городских популяциях, связанных «сортировкой» с региональными 91

2.5. «Гены урбанизации», поддерживаемые отбором 96

2.6. Урбанизация иначе меняет морфологию 107

2.7. Кандидатные гены урбанизации не задействованы в доместикации 110

2.8. Заключение. Отличия стрессоров, к которым приспосабливаются: неопределённость при урбанизации vs страх при доместикации 152

2.9. Специфика конкурентного вытеснения при урбанизации 157

2.10. Урбанизация и гомологические ряды Вавилова 158

Глава 3. Когнитивные достижения «городских» птиц: нет общего с одомашниванием 204

Резюме 204

3.1. Разные стороны «развивающего» воздействия урбосреды 206

3.2. «Синдром одомашнивания»: бонобо выпадает из ряда	223
---	-----

Глава 4. Преобразования жизненной стратегии вида при урбанизации 140

Резюме	234
------------------------	-----

4.1. Примат будущих размножений над текущими в городских популяциях	235
---	-----

4.2. «Закрепление» в городе требует лабилизации жизненной стратегии...	245
--	-----

4.3. ...а она стимулирует инновации и способствует когнитивному развитию	250
--	-----

4.4. «Принцип Ле Шателье» при воздействии урболандшафта	255
---	-----

Заключение	258
----------------------------	-----

Глава 5. Поведенческие изменения в «городских» популяциях птиц — нет общего с одомашниванием 259

Резюме	259
------------------------	-----

5.1. Урбанизация не меняет отношения к реальной опасности	260
---	-----

5.2. Урбанизация усиливает агрессию	263
---	-----

5.3. Разрушение поведенческого синдрома при урбанизации	270
---	-----

5.4. Дистанция взлёта — маркёр резистентности к беспокойству, а не ответа на опасность	284
--	-----

5.5. Осторожность городских птиц не снижается, но делается контекстуальной	295
--	-----

Заключение	305
----------------------------	-----

Список литературы 308

Введение

Урбанизация как «лаборатория» микроэволюции

По словам одного из создателей синтетической теории эволюции (СТЭ), Феодосия Добржанского, «ничто в биологии не имеет смысла кроме как в свете эволюции»³. Наша книга — взгляд на урбанизацию⁴ как преобразование среды обитания птиц и других позвоночных. Оно двулико: это угроза устойчивости и жизнеспособности видовых популяций, но и создание им новых ниш в урболандшафтах, дающее шанс выиграть от их «освоения». Для фауны региона урбанизация также двусторонний процесс, одновременно рождающий угрозы и возможности: книга рассказывает, как птицы, млекопитающие, ящерицы противостоят первым и используют вторые.

В обоих случаях виды, попавшие под «давление» города, испытывают средовой стресс (англ. *environmental stress*⁵) и на уровне особей, и на уровне популяций. У особей прежде устойчивое существование на «материке ареала» сменяется необходимостью «прыгать с льдины на льдину» на всём протяжении жизненного цикла сообразно изменениям ситуации на «архипелаге» биотопов⁶. Такой «архипелаг» создаётся «дроблением материка» под воздействием растущего города и — на следующем этапе — захватом частей этого «материка» вовнутрь (см. анализ этих процессов для Московского региона после 1992 г. [Карпачевский и др., 2009; Захаров, 2013, 2015, 2019]).

³The American Biology Teacher, Vol. 35, No. 3 (Mar., 1973), pp. 125-129. Русский перевод Георгия Рюрикова, http://heathland.ru/111/LJ/Dobzhansky_rus.pdf

⁴В географическом плане это всесветное распространение городских ареалов «вширь», при усложнении «изнутри»: рост людности городов, их соединение и соподчинение, с направленной эволюцией урболандшафтов. В биологическом — освоение городов птицами и прочими позвоночными, занятие там новых ниш, отличных от бывших у вида во внегородских биотопах, с обособлением специализированных городских популяций по ходу процесса. Сравни: Фридман В.С., Ерёмкин Г.С., Захарова Н.Ю. Возвратная урбанизация — последний шанс на спасение уязвимых видов Европы? <http://rjee.ru/rjee-1-4-2016-3/>.

Обе «урбанизации» строго определяются далее, и различаются по контексту.

⁵Надёжно диагностируемый гормональными изменениями, особенно подъёмом уровня кортизола в начале освоения города «дикими» видами птиц, см. обзор Wingfield, Ramenofsky, 1999 и «Эндокринный ответ на урбанизацию у разных видов птиц», <https://naturschutz.livejournal.com/67420.html>

⁶См. Фридман В.С. «Город как заказник»: (пока?) упускаемая возможность <http://www.socialcompas.com/2018/07/15/gorod-kak-zakaznik-poka-upuskaemaya-vozmozhnost/#i-2>

Условия существования на каждом из «островов»⁷ делаются всё переменчивей, вынуждая обитателей к смене мест гнездования, поиску новых участков. Данный рост нестабильности сопряжён с усилением неопределённости: найдут ли особи, вынужденные к переселению⁸, подходящие местообитания в приемлемый срок? В исходном ландшафте это гарантировано благодаря наличию «природных коридоров», соединяющих видовые местообитания, вроде русел малых рек, лесных опушек и окраин болотных массивов, кустарниковых «кулис» с/х угодий и пр. [Авилова, 1998; Авилова, Коновалова, 2001; Fisher, Lindenmayer, 2002; Baum et al., 2004].

Используемые для направленного переселения нерезидентов, они

1) связывают местные поселения в целостную систему — собственно популяцию [Щипанов, 2003, 2016; Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. II; Фридман, 2013а, разд. 5.5; Penteriani et al., 2011; Lenda et al., 2012], чем

2) обеспечивают устойчивость «попадания» диспергирующих особей в среду обитания, подходящую именно им. У птиц и млекопитающих эффект «экологических русел» усиливается «дистанционным наведением» на цель — воздействием сигнального поля видовых поселений, поддерживаемых и пополняемых притоком птиц из «подвижного резерва» популяции. Такое воздействие сигнального поля облегчается тем, что во всех этих случаях («осаживание» мигрантов, выбор территорий длительного обитания, особенно гнездовых) птицы больше «доверяют» сигналам, слагающим одноимённое поле, чем «своим глазам». Предпочитается даже их имитация человеком: проигрывание песни, установка достаточно грубых профилей птиц на колонии и т.д.

Так, пёстрые пыжики *Brachyramphus marmoratus* родственны кайрам и чистикам: кормясь, подобно им в океане, они гнездятся поодиночке в глубине суши, в спелых и перестойных лесах на расстоянии 20-60 миль от берега. Гнездо располагается на толстых ветвях старых деревьев (>150-175 лет). Проигрывание их криков во время сезона размножения 2016 г. в 14 наугад выбранных местах, однако, показывает ориентацию молодых птиц, ищущих подходящий гнездовой район, на звуки уже обитающих здесь пыжиков. Между раундами проигрывания записывали ответные

⁷разделённых распространившимся урболандшафтом и испытывающих разнообразные и, в целом, усиливающиеся воздействия с его стороны вследствие хотя бы всё большей и большей изоляции таких «островов» от «материка», остающегося в регионе.

⁸Это т. н. *floaters*: нерезиденты, образующие «подвижный резерв» популяции [Walters, 1998]. Они восстанавливают население вида на территориях, где оно исчезало после истребления человеком или природными катастрофами. Легко концентрируются на вновь появившихся участках благоприятных, но временных местообитаний, интенсивно размножаются там, и также легко покидают при их исчезновении [Шилова, 1993; Щипанов, Купцов, 2004; Щипанов, 2007, 2016].

крики и сравнивали с 14 контрольными участками, где трансляции не было [Valente et al., 2021, fig.1].

В противоположность контролю, проигрывание в 15 раз увеличило вероятность ответных криков в месте, выбранном исследователями более чем случайно. Замечательно, что на следующий, 2017 г., вероятность размножения пыжиков именно здесь была в 10 раз выше, чем там, где трансляции не было. Т.е. птицы из «подвижного резерва», привлекаемые трансляцией, в выборе места для закрепления ориентируются именно и только на сигнальную информацию: «сами» они дальше выбирают гнездовое дерево по отличительным характеристикам [Valente et al., 2021, fig.2-3]. Применительно к сигналам животных это «общее место»: оно образует одно из главных доказательств того, что видовые сигналы несут существенную информацию, направленно считываемую и используемую в собственных целях, они отнюдь не «семантически пусты», как утверждают Е.Н.Панов и другие критики сравнительной этологии [Фридман, 2013, разд.3.1-3.3].

Благодаря этому природоохранники могут направленно привлекать исчезающие и уязвимые виды на крошечные ещё оставшиеся «острова» подходящих местообитаний и/или мест, где возможна их эффективная охрана. Таких, увы, всегда немного, имеющиеся «теряются» в «море» негодных ландшафтов, и без данного «наведения» при низкой численности вида значительная часть популяции мест гнездования просто не находила бы, их репродуктивный потенциал пропал бы втуне⁹. Сигнальное поле здесь выступает как своего рода «память» (или «наследственность») популяции, воспроизводящая в череде поколений характерный паттерн размещения группировок в занятых видом местностях.

Преобразования природных ландшафтов при урбанизации в первую очередь ликвидируют связность группировок одной популяции, делая «попадание» особей на подходящие «острова» из гарантированного события вероятностным¹⁰. «Продолжение» жизненного цикла «городских» птиц, млекопитающих или ящериц в каждый данный момент (вместе с их

⁹см. Фридман В.С. «Сигнальное поле как регулятор: от «памяти» и «наследственности» к эволюции, <http://www.socialcompas.com/2015/12/29/signalnoe-pole-kak-regulyator-ot-pamyati-i-nasledstvennosti-do-evolyutsii/>; «Номогенетическое» (ландшафты страха и привлекательности в среде обитания), <http://www.socialcompas.com/2014/10/28/nomogeneticheskoe/>

¹⁰Урбанистическая трансформация ландшафта одновременно превращает границы между его разнотипными выделами из конвергирующих в дивергирующие. По этой причине краевые зоны лесных, луговых, водно-болотных угодий превращаются из «соединительных тамбуров» между ними (с повышенной продуктивностью/биоразнообразием вследствие так называемого опушечного эффекта) в барьеры. Их пересечение повышает стресс, часто также риск гибели, особи задерживаются там или следуют вдоль них, не решаясь пересечь, т. е. тратят время и силы впустую. См. «Возвратная урбанизация — последний шанс...», *op.cit.*, рис.2.

приспособленностью на «финише») больше зависят от того, как хорошо индивиды справляются с неопределённостью и неустойчивостью существования «на длинной дистанции»¹¹, чем от краткосрочного выигрыша — размера и качества местообитаний, доступных здесь и сейчас, успеха текущего размножения и т. д. Подробнее это описано в главе 4.1.

Неопределённость — тяжёлое испытание: легче перенести даже удары током, но предсказуемые. Это верно и для невозможности контроля над ситуацией: при наличии выбора животные предпочитают предсказуемый аверсивный стимул, даже когда он гораздо сильнее непредсказуемого [Weiss, 1971; Badia et al., 1973; обзор см. Попов, 2011]. В частности, крысы при возможности выбора предпочитают закуток, где им наносится предсказуемый удар током, 9 раз больший по силе тока и в 4 — по продолжительности, чем непредсказуемый. Правда, есть меньшинство, предпочитающее непредсказуемые, но более слабые удары.

Неопределённость, созданная фрагментацией местообитаний вида в городе, сплавленной с нестабильностью каждого «острова» во времени и пространстве (да и всего «архипелага»¹²) создаёт специфический стресс — средовой [Wingfield, Kitaysky, 2002; Wingfield, Silverin, 2002]. Как и всякий другой, он отбирает организмы на приспособление к себе. Успех последнего «превращает нужду в добродетель»: как именно, описывается

Поэтому в меру разделённости участков природных ландшафтов техногенными элементами — застройкой, дорогами, ЛЭП, с/х угодьями (где бывают люди и интенсивно работает техника), прочими сооружениями и коммуникациями — вероятность «попадания» нерезидентов в подходящие местообитания другого «острова» падает, а экологическая ёмкость «островов» сокращается пропорционально ширине краевой зоны, изменённой воздействием всего перечисленного (так называемый краевой эффект, англ. *edge effect*, [Клауснитцер, 1990, разд.5.3, рис.49]).

11 «плюсы» освоения урбосреды им доступны в меру данной способности, см. главу 4.2-4.3.

12 Субъективная сторона всего этого «с точки зрения особи» — потеря контроля над ситуацией в её ближайшем окружении. Это проблема всех «рукотворных ландшафтов», созданных деятельностью человека, вроде с/х угодий и сельских населённых пунктов (и риск обитания там с точки зрения особи). Однако она достигает максимума именно в городах (глава 1.2).

в так называемой парфорсной модели эволюции В.В.Суслова¹³ [Суслов, 2011, 2014; Suslov, 2013].

Тогда развивающаяся стресс-реакция увеличивает способность животного устойчиво действовать и успешно существовать в экстремальной среде, её вызывающей. Изменения в поведении, экологии, жизненной стратегии, позже — морфофизиологии и генетике особей, созданные по ходу урбанизации отбором на устойчивость к ней организмов, позволяют «городским» популяциям использовать к собственной выгоде все воздействия, прежде бывшие негативными и стрессирующими¹⁴. Это происходит напрямую или через изменение

13Предложена для решения нетривиальной эволюционной проблемы — как при «попадании» популяции в экстремальную среду (точней, при направленном «погружении» в неё в режиме так называемой медленной катастрофы) и необходимости приспособления снизить «плату» за последнее путем отбора лишь перспективных с точки зрения адаптации мутаций.

Неспецифический адаптационный синдром (стресс) кратковременно обеспечивает устойчивость к многим вредным факторам (перекрестная резистентность — *ПР*), но в долговременной перспективе вредит (дистресс). Гены стресса «включаются» автоматически с ухудшением условий, «оцениваемых» организмом своими силами в индивидуальном пространстве либо опосредованно на многожды большей территории, через 1) сигналы, связанные с взаимоотношениями особей в сообществе (их изменения по сравнению с нормой); 2) сигналы среды — ключевые элементы растительности и/или ландшафта, «управляющие» выбором территории, ориентирующие владельца при обследовании и поиске корма, определяющие выбор кормового метода в конкретных микростациях (стресс развивается при сокращении их концентраций, изменении или разрушении).

Для малой популяции выгодней изменить течение стресса (пролонгирование *ПР*, купирование дистресса) путем отбора в небольшом круге генов стресса, чем тестировать все мутации генома в поисках преадаптаций (тем более, что часть систем организма стресс временно выключает/угашает и мутации по ним отбор «не видит»). Фактически стресс-реакция представляет собой одновременно а) следствие «оценки» организмом среды как экстремальной, б) выбора им продолжения жизнедеятельности в этой среде вместо «ухода» в неизменённые биотопы, в) это скорейший и самый быстродействующий способ приспособления к происходящему, хотя необязательно оптимальный, организм может продолжать чувствовать дискомфорт, что как раз и сохраняет а). По факту идет адаптация организма не столько к среде, сколько к собственному стрессу, меняя и перестраивая б) в сторону большей устойчивости осуществления, иногда также и мощности.

См. популярный пересказ «Парфорсная эволюция как механизм быстрой адаптации», <http://www.socialcompas.com/2014/02/23/parforsnaya-e-volyutsiya-kak-mehanizm-by-stroj-adaptatsii/>; «Ламарк и стресс: дарвинистское объяснение основных эпифеноменов ламаркизма» <http://www.socialcompas.com/2014/02/23/lamark-i-stress-darvinistskoe-ob-yasnenie-osnovny-h-e-pifemenov-lamarkizma/>

14Увы, большинство исследований урбанизации у птиц и других позвоночных «средовым стрессом» считают «острые» воздействия здесь и сейчас: городской шум, в том числе транспортный, искусственное освещение, беспокойство людьми, опасность от кошек и собак, менее качественные корма в изменённых городских биотопах, химическое загрязнение, городской «остров тепла», ухудшающий микроклимат [Isaksson, 2018, chapt.13.3, fig.13.2]. Почти везде игнорируются стрессоры, обеспечивающие фундаментальную неопределённость среды обитания, прежде всего конфигурации «архипелага» городских биотонов, взаимного расположения, границ и размеров его «островов» во времени и

отношения особей к вкладу таких стрессоров в пространственную и временную неопределённость «кружева» городских биотопов.

Теперь они стимулируют особей, обитающих «на переднем крае» расширяющегося «давления» урболандшафтов¹⁵, к их направленному освоению, способствуя ещё большей урбанизации и т. д., в пределе — до заселения всего города, в том числе самых центральных и/или полностью застроенных его участков [Фридман, Ерёмкин, 2009, рис.1; Лыков, 2009; Фридман, 2018]. Если таких изменений не происходит (урбанизация вида не началась), эти же «городские» воздействия остаются целиком негативными: «выталкивают» вид на периферию региона, подальше от зоны влияния города, способствуют «отступлению» с возникших внутри неё «архипелагов» в лесные, луговые, болотные массивы малонарушенной периферии, с точки зрения «островной биогеографии» пока остающиеся стабильным «материком» (оптимизационные и мобилизационные стратегии полезны лишь там). При этом падает численность, дробится и сокращается ареал, т. к. одновременно сжимаются видовое «жизненное пространство» и его экологическая ёмкость. Поэтому «отступление» от «давления» городских ареалов (кстати, близкое эндемизации в дикой природе) ни один вид не спасли, но лишь сделали уязвимей: жизнеспособность местных популяций снижается, вероятность исчезновения из-за случайных причин, обосновываемых моделями «островной биогеографии», напротив, растёт, хотя здесь и сейчас он «вышел из-под удара»¹⁶.

пространстве. Она реализуется и поддерживается на временных интервалах, сравнимых с оборотом поколений у разных «городских» видов [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.1] за счёт специфически городской амальгамы направленных изменений планировочной структуры и других составляющих «морфологии» городских ареалов с флюктуационными — в каждом из участков последних. Вне города, даже в антропогенно-изменённых ландшафтах, такое отсутствует: или направленное развитие территории, или цикл, или ненаправленные колебания, лишь подчёркивающие устойчивость ландшафта.

15т. е. в региональной популяции, до чьих местообитаний наконец «добралось» расположение городских ареалов, начав их изменять.

16Аналогично в дикой природе, эндемики везде — потенциальные кандидаты в Красную книгу [Горчаковский, 1991; Полищук, 2002]: как бы хорошо они ни были приспособлены к своему ареалу, над ними неизменно висит дамоклов меч его уничтожения непреодолимыми силами стихии. Основа биосферы не эндемики, а широкоареальные виды [Зедлаг, 1975; Емельянов, 2004]. Биоты, в наибольшей мере подвергшиеся «блестящей изоляции», при межконтинентальных обменах терпели наибольший суммарный ущерб [Симпсон, 1983], для островов неизменно перераставший в филоценогенетический кризис [Каландадзе, Раутиан, 1992]. Напротив, даже успешное вселение островитян в континентальную биоту к кризису не вело: широкоареальный вид всегда «потеснится» в своем лицензионном пространстве. В морских биотах закономерность та же; более того, широкоареальные виды успешнее заселяют новые морские биотопы, даже если у них меньше времени на адаптацию к ним по сравнению с эндемиками, что хорошо видно по соотношению в Чёрном море видов происхождения из Атлантики и из Тетиса [Жирков, 2017]. Тем не менее, ведущие направления эволюционной биологии — СТЭ и ЭТЭ (эпигенетическая теория эволюции)

Первая тема книги — характер и логика изменений, созданных урбанизацией. Каждое из изменений образует элементарное эволюционное явление [Тимофеев-Ресовский и др., 1977], все вместе они дают микроэволюцию, формирующую специализированные городские популяции птиц и других позвоночных. «Тема» везде понимается в смысле Дж.Холтона [1981] — та часть происходящего¹⁷, на которой сфокусированы исследования данного направления или школы, так как развиваемая ими теория именно её считает системообразующей: «особым звеном, ухватившись за которое, можно удерживать всю цепь» и «подготовить прочно переход [-ы] к следующему [пока неясному] звену [или звеньям]¹⁸» цепи причин и следствий, которые (с положительными и отрицательными обратными связями между ними) определяют эти «истории» (=предмет исследования). «Проблема» — присущий данному направлению (или «взгляду» исследователя) способ задать вопросы Природе, поиск ответов на которые обеспечит «распутывание» названной выше цепи, определит характер выдвинутых для этой цели гипотез — рабочей, сопоставляемой с нулевой и, наконец, круг задач.

Для нас нуль-гипотеза — концепция доместикиции Д.К.Беляева [Трут, 2007, 2008], основанная на многолетнем эксперименте по одомашниванию лисиц в Новосибирске. Изменения, однотипные с отличающимися разными видами домашних животных от их диких предков, здесь были исторически мгновенны. Они были вызваны отбором на миролюбие, позитивное отношение к человеку и созданной им обстановке вместо обычных для лис страха/бегства или агрессии [Hare et al., 2012; Хейр, Вудс, 2014]. Эта концепция стала весьма популярна на Западе [Дугаткин, Трут, 2019], что редкость для достижений советской науки, обычно игнорируемых или перевираемых. Отсюда помимо плюсов, последовали минусы: её используют для объяснения всех ситуаций, которые хоть сколько-нибудь напоминают одомашнивание (действительно «делашее» зверей и птиц «добрей» и «доверчивей» [Agnvall et al., 2015]). Используют концепцию Беляева и для объяснения явлений, происходящих при урбанизации птиц и млекопитающих, особенно поведенческих изменений и сдвига жизненных стратегий [Møller, 2008, 2009, 2010]. Однако эмпирические данные «ложатся» в подобное объяснение не лучше, чем путешественники на ложе аттического разбойника Прокруста.

равно считают острова «лабораториями эволюции», забывая о дистанции (если продолжить аналогию) между лабораторным и промышленным образцом.

17В нашем случае — с «дикими» видами при урбанизации, в разнотипных «историях» взаимодействия их с урболандшафтом и захватываемыми им «осколками» прежних биотопов [Фридман и др., 2008; Фридман, 2010].

18В.И.Ленин. Очередные задачи Советской власти. Март-июль 1918 г., <https://www.marxists.org/russkij/lenin/works/36-2.htm>

Обозревая литературу и собственные исследования, мы фиксировали разнотипные невязки между господствующей теорией и действительными изменениями в разных сферах «естественной истории» урбанизированных особей. Были аналогичные невязки и в пространственно-этологической структуре «городских» популяций сравнительно с исходными. Они позволяют отвергнуть нулевую гипотезу: реально происходящее в «городских» популяциях птиц, ящериц, млекопитающих необъяснимо на основе доместикационной модели. Исследуя их преобразования, мы вывели рабочую гипотезу — такую, чтобы дала наиболее общее объяснение наибольшего массива разнородных данных (как бы «сложив пазл» из качественно различных «кусочков», относящихся к разным аспектам происходящего, не игнорируя и не «выбрасывая» какой-то из них).

Вторую тему книги можно сформулировать следующим образом. Чем благоприятный вариант истории «взаимоотношений» вида с урболандшафтом отличается от негативного? (Напомню, что благоприятный вариант — это успешная урбанизация в «ядрах» агломераций, реже в периферийных городах; неблагоприятный — вытеснение на периферию региона с сокращением численности и ареала). Что определяет предрасположенность близких видов (относящихся к одному роду или гильдии, сообитающих в одном регионе) к тому или другому развитию событий? Почему виды в своём ареале успешно осваивают одни города, но вытесняются из других, сравнимых по размеру, людности, интенсивности «городского метаболизма» и прочим собственным характеристикам?

Кроме особей, средовой стресс «испытывает» и популяцию на устойчивость и жизнеспособность. Нестабильность, изменчивость, гетерогенность и направленная эволюция¹⁹ урбосреды создают однотипные трудности воспроизводству пространственно-этологической структуры самых разных видов, несходных экологически и не родственных между собой. Стресс, в том числе средовой, «распространяется» по социальным связям и другим отношениям в популяционной системе [Monaghan et al., 2011; Engert et al., 2014]. Поэтому его испытывают особи на обширном пространстве, превышающем дальность перемещений в сезоны дисперсии или равно ему, часто равно всему популяционному ареалу [Фридман и др., 2016]: его большая часть не «попала» под прямое действие стрессора²⁰.

¹⁹Краткий очерк последовательных этапов эволюции урболандшафта, обеспечивающих индустриальное (или, шире, экономическое) развитие региона и, в свою очередь, выступающих его результатом, см. рис.1-3 и первый раздел в «Возвратная урбанизация — последний шанс...», *op.cit.*

Следовательно, связанность особей в популяцию, характеризующую специфичной для вида «конструкцией» отношений, как бы «информирует» их об изменениях, стрессорирующих или позитивных. («Конструкция» отношений включает коммуникативную сеть, управляющую перемещениями и взаимодействиями особей внутри группировок + сигнальное поле, созданное накоплением результатов последних и управляющее переселениями между группировками). Стрессорирующие изменения связаны с разрушением местообитаний, позитивные — с появлением новых благоприятных участков в пределах

20Росту дальности распространения «эха» от мест действия стрессоров способствует то, что все экологические отношения внутри популяции (конкуренция между видами, хищник-жертва и пр.), как ныне понятно, предвараются информационными. Так, птицы заранее оценивают риск нападения по сигналам присутствия хищника, его мочевым или акустическим меткам, и производят опережающее отражение, уходя из данного района. У оставшихся развивается стресс, сначала снижающий жизнеспособность и/или успех репродукции здесь ещё до встречи с хищником и независимо от реального риска гибели/разорения гнезда. Дальше отбор на устойчивость к собственному стрессу способствует модификации онтогенеза, в том числе поведенческих программ, а изменённое поведение, экология и (реже) морфофизиология «выводят» данных особей (или намного чаще — их потомков) из-под негативных воздействий страха [Маркель, 2008; Новиков, Мошкин, 2009; Роговин, 2019]; см. также «О «генераторах нового» в поведении животных», <http://www.socialcompas.com/2014/12/09/o-generatorah-novogo-v-povedenii-zhivotny-h/>).

Кроме «отрицательной» маркировки местообитания (сигналами пребывания и активности хищников), птицы активно используют «положительную» — социальную информацию, показывающую, что сородичам или другим видам, часто селящимся по соседству, здесь хорошо, они успешно заняли территорию, загнездились, всюю социально взаимодействуют (особенно поют), нечасто прерываясь на оборонительное поведение, отслеживание потенциально опасных ситуаций и тревожную вокализацию. Этологи называют это вторичными сигналами, «производимыми» намеренно (рекламирование территории, патрулирование границ и пр.) или нет (следы жизнедеятельности, вроде свежих шишек в дятловых «кузницах») в процессе взаимодействия с социальными компаньонами в группировках. Так, обитаемые дупла представляют собой ценный информационный ресурс. Разные виды птиц-дуплогнёздящих крайне интересуются ими и регулярно осматривают в «своём» районе, независимо от занявшего их вида, в том числе рискуя быть атакованными. Осмотры продолжаются во внегнездовое время [Ильина, 2012]. Полученная информация о качестве и занятости дупел (часто весьма дефицитных) сокращает время их поиска, придавая ему направленность (вместо ожидаемого слепого риска).

Характер и концентрация вторичных сигналов определяет разную притягательность поселений для активных вселенцев, старающихся занять территории. Тем самым они формируют сигнальное поле популяции (как местных поселений, так и всей их сети на более или менее обширном пространстве), выступают «семафорами и маяками», управляющими потоком птиц из «резерва», делающими его не стохастическим, а направленным.

Так возникают «**профили притягательности**» разных участков для поселения новых особей, противоположные «**профилям страха**». «Крутизна» соответствующих градиентов определяет силу и интенсивность потока переселенцев между поселениями вида в соответствующей местности. Что обнаружено на самых разных объектах и разными методами — у больших пёстрых дятлов *Dendrocopos major*, степных пустельг *Falco naumanni*, колониальных видов птиц, мелких мышевидных грызунов и т. д. Важно отметить, что высокая эффективность вторичных сигналов как «аттракторов» выбора местообитания показана для подавляющего большинства видов птиц. Их «притягательная сила» гораздо

достижимости: то и другое по территории города распределяется довольно случайно или, как минимум, неожиданно и непредсказуемо для птиц. Всё перечисленное стимулирует их одновременно следовать двум альтернативным стратегиям, взаимно несовместимым, однако удваивающим выигрыш при разделении времени: «следовать за средой», если она меняется и, наоборот, быть высоко привязанным к локальной обстановке (микрофрагментам местообитаний, выделам местности, социальным партнёрам [Грабовский, 1983; Брезгунова, 2015]) в меру её постоянства. Верность локальной обстановке в «городских» популяциях находится в диалектическом единстве с «охотой к перемене мест». Вне города эти две стратегии разделены между разными категориями особей (резиденты vs «подвижный резерв» популяции) и сезонами (смена обитания на более-менее постоянных территориях дисперсией), см. главу 4.2.

Это «единство и борьба противоположностей» в отношениях, складывающих популяционную систему урбанизированных видов, обеспечивает а) более или менее генерализованный ответ популяции как целого на местные изменения и, в меру их типичности для всех форм «давления» города на исходные местообитания, б) опережающее реагирование на них особей, в том числе с) в сторону приспособления, восстанавливающего устойчивость существования в изменённых условиях и/или численность населения вида, упавшую после воздействия стрессора. Это сдвиг поведенческих стереотипов, появление новых, ранее нехарактерных форм поведения, новые места кормления, гнездования и пр.: подобная гибкость несвойственна другим популяциям вида, не затронутым урбанизацией, почему первые противопоставляются вторым, как динамические консервативным (глава 1). Описание и анализ а)-с) — третья тема книги.

Подчёркнём: без связанности в жизнеспособное целое с определённой структурой, устойчиво воспроизводимой в череде поколений (т.е. в популяцию) индивиды не могут ни повышать приспособленность, ни «оцениваться» и «поддерживаться» отбором или, наоборот, исключаться из размножения. То и другое не осуществишь в одиночку, нужны *другие*: противники при распределении территорий, партнёры при образовании пары (и это такой же конкурентный процесс, как предыдущий), конкуренты в распределении прочих социальных ресурсов. Это верно не только для позвоночных, но и высших растений, сидячих или вегетативно размножающихся животных, и иных организмов: везде есть сигнальные взаимодействия между особями, анизотропность

выше, чем у собственно местообитаний. См. подробнее «Номогенетическое», *op.cit.*; «Сигнальное поле как регулятор...», *op.cit.*

занятого ими ареала (скажем, в виде фитогенного поля), имеющие тот же эффект. Для позвоночных даже занятие местообитаний разного типа и качества в контексте анитропности «центр-периферия», созданной сигнальным полем группировок, делает пространство (или местообитание) социальным ресурсом вместо чисто экологического. Лучше всего это видно в колониях и на токах, однако присутствует и у одиночно-территориальных видов [Харитонов, 2011; Фридман, 2013, разд.1.4, 2.5, *табл.3*]. Особи сперва «вкладываются» в установление и воспроизводство отношений, формирующих (видоспецифичный) паттерн пространственно-экологической структуры популяции (вписанных в существующее «кружево» местообитаний). Конкурируют между собой, максимизируя итоговую приспособленность, они только потом и лишь «в рамках» установленных отношений, в меру их устойчивости [Фридман, 2016а].

Все названные особенности урбосреды нарушают воспроизводство пространственно-экологической структуры популяций, дестабилизируют её отношения на территории города. Они не просто отличают условия существования в ней от сравнимых негородских биотопов (городские и/или рекреационные леса, луга и болота ближних пригородов vs типологически сходные растительные сообщества за пределами зоны влияния городов, не управляемые их динамикой напрямую), но «с точки зрения» птиц делают их взаимными альтернативами. Отсюда успешное закрепление «диких» видов²¹ внутри городских ареалов (тем более их направленное освоение) нереализуемы без решения проблемы устойчивости социальной и, шире, популяционной организации. «Просто» жизни, успешного размножения селящихся там особей недостаточно. Даже когда данные группировки существуют подолгу, они не растут численно и не пробуют занимать ближайшие подходящие местообитания, хотя вроде бы этому ничто не препятствует [Морозов, 2000; Ерёмкин, 2004; Авилова и др., 2019; Авилова, 2019].

Приспособительные изменения, решающие эту проблему, реализуются на уровне популяционной структуры: отношения особей в ней делаются лабильнее, группировки — всё «открытей» и «проточней».

²¹Здесь и далее так именуются виды, чьи местообитания урбанизация региона сокращает, дробит, изолирует друг от друга, дестабилизирует оставшиеся «острова», чтоб в конце концов ликвидировать вовсе. Большинство их принадлежит к двум категориям: жёстко связанных с крупными массивами малонарушенных природных ландшафтов, «оставшимися» на периферии региона, или не менее жёстко — с большими участками «традиционного с/х ландшафта»: полями, лугами, пастбищами вокруг деревень. Главные драйверы сокращения тех и других — чувствительность к «островному эффекту» и неустойчивость поселений возникающих «архипелагов» местообитаний к быстрым антропогенным изменениям вокруг «островов», в целом усиливающих и укрепляющих разделяющий их «матрикс» [Flade, 2012; Hallmann et al., 2014; Heldbjerg et al., 2018; Фридман, 2018].

Четвёртая (главная) тема книги — в чём изменения популяционной структуры состоят, почему опережают изменения на уровне особей, как управляют последними через сдвиг жизненной стратегии в сторону «более К-». Этот сдвиг однотипен у видов, крайне разных экологически и неродственных между собой, как минимум среди птиц и млекопитающих (другие группы здесь не настолько изучены).

Трансформация местообитаний, формирующая средовой стресс в городских ареалах и ближних пригородах, представляет собой так называемую медленную катастрофу²². Она «бежит впереди» растущего города, распространяясь по автодорогам, ж/д путям, зонам массового отдыха, дачной застройке и другим каналам воздействия эволюционирующего урболандшафта, и резко усиливается после «захвата» вовнутрь «кусков» территории региона [Клауснитцер, 1990; Seto et al., 2011; Фридман, 2017; Güneralp et al., 2020].

Уничтожение исходных местообитаний вида здесь сплавлено с изменением оставшихся участков по разным параметрам. Это, прежде всего, дробление «архипелага»: фрагментация, изоляция, трансформация участков с краёв, отчасти и изнутри, ведущие к росту нестабильности и гетерогенности среды обитания на таких территориях²³, тем большим, чем

22Быстрая катастрофа (стихийное бедствие) не оставляет выбора — или погибнуть, или убежать. Медленная также гарантирует гибель, если образующие её изменения дойдут до конца, а обитатели данной территории не изменятся. Однако скорость последних относительно ниже (годы и первые десятки лет), почему возможно приспособление, в результате которого возникает устойчивость к данной трансформации или даже она из проблемы становится преимуществом. Сегодня показано, что в этом приспособлении экологические и микроразволюционные изменения идут одновременно и сплавлены воедино (а не разделены во времени, как думали раньше), см. «Экспериментальная эволюция гуппи в речках Тринидада», <http://www.socialcompas.com/2019/07/17/eksperimentalnaya-evolyutsiya-guppi-v-rechkah-trinidadada/>

23А также образованию техногенных аналогов природных ландшафтов, разрушающихся при «движении» городских ареалов в регион. По счастью, возникновение первых по масштабам сравнимо с утратой вторых (по площади участков, появившихся за, скажем, 5 или 10 лет). При минимуме затрат на экообустройство эти «аналоги» в городе или зоне его влияния делаются отличной заменой исчезнувших биотопов для видов региональной авифауны или других групп биоты. Отчасти они даже лучше: растущий экологический след городов делает «аналоги» богаче органикой сравнительно с однотипными природными сообществами (т.е. продуктивней на «нижних уровнях» экологической пирамиды), там больше техногенной энергии — а, значит, теплее, мягче климат зимой и т. д. Больше того, по ходу урбанизации «дикие» виды птиц сами «пересаживаются» из разрушающихся исходных местообитаний региона в «аналоги», часто раньше, чем натуралисты заметят их роль как концентраторов редких видов, рефугиумов фауны. Важно лишь этому не мешать (ещё лучше — содействовать спонтанно идущей урбанизации биотехническими и иными средствами), чтобы потенциальная возможность функционирования города как заказника реализовывалась, а не губилась бесцельно ради прибылей стройкомплекса, дорожников и коммунальщиков [Фридман, 2017, 2018]. Подобное, увы, происходит в Москве и по её примеру — «до самых до окраин» РФ последних 30 лет, после (и вследствие) «перехода к рынку». Чудесный природоохранный

идёт ближе «подходит» к ним урболандшафт или глубже захватывает «вовнутрь». Так формируется городской градиент (англ. *Urban gradient* [Liu et al., 2014; Seress et al., 2017; Ноу, 2017]), «протягивающийся» из центров «ядер» агломераций к периферии. Его «наклон» [Фридман, 2018, рис.1] отражает степень урбанизации региона, показывает скорость изменений исходных ландшафтов в сторону состояния, присущего городу по каждому из направлений, связанных с ростом агломерации. Урболандшафт характеризуется значительно большей «клочностью», «перемешанностью» и неустойчивостью составляющих его участков, природных или застроенных/запечатанных. Природные участки более или менее изменены, с изрядным добавлением разделяющих их и воздействующих на них элементов техносреды — застройки жилой и промышленной, дорог и иных коммуникаций.

Так возникает один из парадоксов городских экосистем²⁴. Каждый город индивидуален, его развитие (и планировочная структура в каждый момент «жизни») неповторимы. Но все города «с точки зрения» взаимодействующих с ними популяций разных видов птиц, зверей, ящериц создают им одну и ту же проблему — рост изменчивости, нестабильности и гетерогенности условий существования «вообще»²⁵, «требующую» однотипных адаптаций. По мере «движения» по городскому градиенту «острова» исходной растительности настолько изменяются заключившим их городом, что количество переходит в качество: по завершению урбанизации местообитания вида вовсе

задел советского периода (лесопарковый защитный пояс — *ЛПЗП*, поляризованный ландшафт, обеспечивающий «звёздчатый» рост городов, сохраняющий связность прилегающих вглубь «клиньев» природных ландшафтов, делающий эти «звёзды» устойчивыми) мэрией Лужкова, потом и Собянина уничтожался направленно и во вред москвичам, см. Авилова и др., 2013; Фридман, 2017, Заключение, примечание 634; Luniak, Węgrzynowicz, 2019; «Бизнес атакует «зелёные острова» Москвы <http://www.socialcompas.com/2014/09/05/6309/>; «Новое покушение на «зелёные лёгкие» Москвы», <http://www.socialcompas.com/2014/05/07/novoe-pokushenie-na-zelyony-e-lyogkie-moskvy/>; «Москвичи «за» соловьёв и «против» благоустройства», <http://www.socialcompas.com/2018/03/20/moskvichi-za-solovyov-i-protiv-blagoustrojstva/>; Н.А. Соболев, Л.Б.Волкова. Природоохранный анализ Правил содержания зелёных насаждений (в г.Москве), <http://www.socialcompas.com/2017/08/12/prirodoohrannyj-analiz-pravil-soderzhaniya-zelyonyh-nasazhdenij/>; Н.А. Соболев, Л.Б.Волкова. О динамике природно-экологического каркаса Москвы с 1993 по 2008 гг. по официальным и иным источникам, <http://www.socialcompas.com/2021/03/15/o-dinamike-prirodno-ekologicheskogo-karkasa-moskvy-s-1993-po-2008-gg-po-ofitsialnym-i-inym-istochnikam/>.

Связь происходящего с капитализмом подтверждается однотипностью атаки на *ЛПЗП* и природные территории городов всех постсоциалистических стран — Польши, Белоруссии, Украины, РФ, независимо от политических различий.

²⁴Есть и другие парадоксы, о них — в прошлой книге про урбанизацию птиц [Фридман, Ерёмки, 2009].

²⁵Что происходит в типологически тех же местообитаниях, что в регионе. По крайней мере, в начале освоения видом урболандшафта.

несходны с первоначальными, хотя связаны с ними преемственностью трансформирующих изменений и/или переходов птиц от одних к другим [Liker, 2020; Sepp et al., 2020]. Одновременно и вид расширяет свои предпочтения на всё более и более гемеробные участки ландшафта²⁶, чем подчёркивает эту тенденцию [Lowry et al., 2013; Møller, 2014; Isaksson, 2018]. В книге исследуется, как птицы, млекопитающие, рептилии решают эту проблему на уровнях приспособления и формообразования (появление специализированных урбопопуляций, демографически обособленных от всех прочих, не говоря об иной «естественной истории», и имеющих собственную эволюционную судьбу). Мы показываем универсальность таких адаптаций, приводим данные, что это адаптации широкого значения, обеспечивающие освоение всего спектра «рукотворных ландшафтов», не только урбо-²⁷.

Пятая тема книги — неизменность «решений» проблемы, наблюдаемых на разных уровнях (поведение, популяционная структура, жизненная стратегия, генетические изменения), где трансформации происходят сильно одновременно. Их характерный инвариант неизменно «просматривается» сквозь специфику каждого вида и группы, что удивительно на фоне их разнообразия (в общем случае совпадающего с разнообразием авифауны региона), при не меньших различиях осваиваемых городов по размеру, облику, истории, экономико-географическому положению и т.д.

Мы рассказываем, как приспособление к урбосреде у птиц и других позвоночных сопрягается с (микро)эволюцией: обособляя и специализируя «городские» популяции, урбанизация «запирает» их в освоенном городе, практически без попыток заселить городские центры того же уровня в соседних регионах, даже находящиеся в пределах средней дальности перемещений диспергирующих особей. Подчинённые города того же региона, напротив, осваиваются более чем активно, если «ядра» агломераций заселены раньше из примыкающих к ним лесов,

²⁶Гемеробность ландшафта — мера его «искусственности» и антитеза сохранности природного ландшафта, исходного для данной территории. Отражает разделённость участков, занятых растительными сообществами (лесов, лугов и болот) целиком техногенными образованиями: территориями, застроенными или с запечатанной поверхностью почвы — зданиями, сооружениями, дорогами, стройками и т.д. В общем случае возрастает пропорционально урбанизации территории [Фридман, 2018].

²⁷Они разнородны — промышленные сады, коммерческие леса, рекреационные леса ближних пригородов, торфоразработки, поля многолетних трав, пастбища и т.д. Везде структура ландшафта, растительные сообщества, архитектура полога, почвенно-влажностные условия и пр. характеристики направлено изменены людьми для удобства эксплуатации, повышения продуктивности и увеличения снимаемых «урожаев» [Мильков, 1978]. Процессы, ведущие к их появлению, так же как связанные с ними изменения сравнительно с «контролем» (состояние до трансформации), в англоязычной литературе обозначаются аббревиатурой **HIREC** (*Human-Induced Rapid Environmental Change*).

лугов и болот, чем их периферия. У других видов и в других регионах бывает наоборот: урбанизация начинается с малых городов и распространяется в более крупные центры, и с периферии в «ядро», как у вяхиры в Калининграде [Kelcey, Rheinwald, 2005; Fascione et al., 2006; Лыков, 2009, 2012; Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016; Boal, 2018].

Исключения здесь очень редки, объяснения быстрой урбанизации на значительной территории «расселением городских рас» (англ. *leap-frog model*), некогда весьма популярные [Tomiałojć, 1976; Evans et al., 2010; Сахвон, 2016], не выдерживают сравнения с конкурирующим объяснением моделью независимой колонизации (англ. *independent colonisation model*). Каждый город осваивается независимо от всех прочих «лесными» (или «сельскими») птицами «своего региона», см. истории урбанизации сороки (Лыков, 2017), сойки [Поздняков, 2017; Зимарова и др., 2014; Тараненко, 2017], вяхиры *Columba palumbus*, чёрного дрозда *Turdus merula* [Evans et al., 2009], лысухи *Fulica atra* и камышницы *Gallinula chloropus* [Лыков, 2015; Minias et al., 2017] в разных частях ареала. «Расселение городских рас» отмечено у меньшинства видов, кому урбандшафт уже предпочтителен как вариант скал или антропогенной лесостепи (кольчатой горлицы *Streptopelia risoria*, горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros*, европейского вьюрка *Serinus serinus*).

На специализированных «городских» популяциях формообразование останавливается, ни в одном случае не дойдя даже до уровня подвида, почему — пока непонятно (возможный ответ см. главу 2.10). Обычно это связывают с недолгим существованием большинства из них (максимум — с 1820-1840-х гг. — у чёрного дрозда и вяхиры, у других много меньше, от 10-20 до 30-50 лет, [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.1; Evans et al., 2010; Johnson, Munshi-South, 2017; Alberti et al., 2017; Miranda, 2017; Sayol et al., 2020]. Однако это неверно для так называемых «традиционных синантропов» (домовый воробей *Passer domesticus*, пустельга *Falco tinnunculus*, ласточки касатка *Hirundo rustica* и воронок *Delichon urbica*, сипуха *Tyto alba*), населяющих города с античности или средневековья.

Шестая тема книги — баланс выигрышей и рисков, связанных с урбанизацией. При этом учитывается «активная позиция» вида, воспринимающего среду обитания «через призму» собственного образа мира. Напомню, что вопрос о его филогенезе ставился теорией деятельности А.Н.Леонтьева [Мешкова и др., 1994]) или умвельта, по параллельной концепции классических этологов [*die Umwelt*, см. Фридман, 2013, табл.3]. «Оценивая» среду обитания для разных ситуаций на протяжении жизненного цикла²⁸, животные активно меняют структуру

²⁸через эмоциональное отреагирование значимых ситуаций жизни («нутром»), посредством известных каскадов изменений в системах нервной и гуморальной регуляции, вызванных и

связей друг с другом в группировках — социальных, пространственных, биотопических, чтобы при каждом данных условиях (здесь и дальше в анализе называемых «обстановкой») елико возможно поднять выигрыш и снизить риск. После этого они сами приспособляются к устойчивому существованию в экстремально изменённых (а, значит, стрессующих) условиях. Возникает отбор на устойчивость к собственному стрессу, описанный парфорсной моделью эволюции второго автора.

Это создаёт возможности управления собственным приспособлением со стороны индивидов²⁹, пусть несовершенные и невеликие, но ими нельзя пренебречь в оценках скорости или направления процесса. Скорость процесса значительно выше, чем предлагается СТЭ³⁰, а направления

регулируемых дистантными сигналами от социальных компаньонов или значимых компонентов среды; часть из них составляет механизм стресса. См. подробнее главы 4.3, 5.3, 5.5 и Суслов В.В. «Дивергентно-конвергентные механизмы в эволюции биоразнообразия», <http://www.socialcompas.com/2016/08/06/divergentno-konvergentnye-mehanizmy-v-evolyutsii-bioraznoobraziya/>

29Говоря строго, управление собственным приспособлением доступно уже вирусам постольку, поскольку рецепторы вириона связывают детерминанты жертвы. Однако оно корректируется лишь в одну сторону — роста необратимости. Здесь вирус не слишком отличается от других физико-химических систем, существующим по глобальным *везде и всегда* справедливым экстремальным законам, от принципа Мопертюи до законов синергетики. Ни о каком корректируемом прогнозе здесь говорить нельзя хотя бы потому, что, раз начавшись, рецепция вирионом белков жертвы может быть прервана только случайно, а усилена — закономерно. Даже если у вируса в жизненном цикле есть латентная стадия, она — лишь отсрочка лизиса, который обязательно наступит (эндогенизация вируса — просто другой случай того же случайного прерывания). Неслучайное прерывание, то есть выбор — ключевое свойство активности организмов (обычно с запоминанием его результатов и обстоятельств). Поэтому организм как индивид (которого нельзя путать с метаболизмом, кювернианской структурой его морфологии или с онтогенезом, исследуемым ЭТЭ, склонной к подобной путанице) локально-обстановочно бежит от экстремальности, как от любой невозможности выбора и его следствия — невозможности прогноза, как выше в примере с непредсказуемыми ударами тока и ниже о **DRD4** как о гене оценки обстановки (глава 2.7; см. также о локально-обстановочном отборе в главе 2.10). И организм, и вирус, и РНК-микрোকлония Четверина — всё это генетические самовоспроизводящиеся системы («эгоистичные репликаторы»), но свойством локально-обстановочной неэкстремальности обладает лишь организм. От этой последней надо отличать локальную *здесь и сейчас* невозможность проявить это свойство на фоне непреодолимых сил стихии: шторм равно выбрасывает на берег медуз, рыб, водоросли, мёртвые брёвна и даже камни со дна. Однако медузам и рыбам доступен прогноз штормов по предвестникам, дающих возможность заранее уйти от него, и не вообще, а в конкретное место, доступное именно данной особи, бухту или на определенную глубину, в меру точности прогноза, наличия таких мест и времени для ухода. У водорослей и растений вообще аналоги поведения, *везде и всегда* неотделимого от прогноза с перестройкой активности по его результатам — локально-обстановочная регуляция своего роста, ветвления, густоты произрастания и пр. (в том числе и компенсаторная, в ответ на повреждения).

ЗОИ происходят одновременно с изменениями экологического характера, а не разделены с ними во времени, и влияют на них, также как и наоборот, см. «Экспериментальная эволюция гуппи в речках Тринидада», <http://www.socialcompas.com/2019/07/17/eksperimentalnaya-evolyutsiya-guppi-v-rechkah-trinidadal/>.

просто совершенно иные. В частности, в случае урбанизации приспособительные изменения инвариантны у *сильно несходных* видов птиц, млекопитающих или ящериц и представляют собой *адаптацию общего значения* — вместо ожидаемых частных адаптаций к конкретным факторам урбосреды, сильно разнящимся между осваивающими её видами (главы 2, 4 и 5). Подобное рассмотрение эволюции как управляемой (и отчасти движимой) организмами с их выбором поведения в проблемной ситуации, *Umweltom*, канализирующим этот выбор, и пр., превращают индивидов из объекта происходящей эволюции в субъект (сравни с [Diogo, 2017]). Этим «возвращается» в теорию эволюции организм, отсутствовавший там со времён «современного синтеза». В СТЭ он или заменён статистическими аватарами — средними по популяции, или «разложен» на генные частоты и фенотипические признаки, с которыми и происходят элементарные эволюционные явления. За ними исчез организм как целое, действующее и выбирающее среду обитания, центр внутренней регуляции и принятия решений относительно внешнего мира.

Мы показываем

а) как связана с жизненной стратегией вида лёгкость или затруднённость такого, активного, изменения баланса плюсов и минусов освоения урболандшафта на уровне популяции, при апостериорном — довольно сильно запаздывающем — «закреплении» его результата экологическими, морфологическими и генетическими изменениями на уровне особей,

б) как эта связь определяет сроки урбанизации (хотя не успешность течения и результат, буде она пошла) и, в целом, «историю взаимодействия» вида с системой городских ареалов конкретного региона.

В любом случае средовые воздействия воспринимаются не напрямую, но лишь в той степени, в какой влияют на поведение, меняя его в ту или иную сторону (т. е. насколько они опосредованы динамикой внутренней, социальной среды группировок). Для чего требуется отражение их в сигнальных элементах ландшафта и/или растительности 1) управляющих иерархически организованным процессом выбора территории и местообитаний внутри неё при кормлении, уходе, охране пространства и прочих видов активности (они действуют как релизеры и, подобно им, скорее всего видоспецифичны), либо в 2) воспринятых посредством разных форм обучения — запечатления в чувствительные периоды, «копирования» поведения особей своего и других видов и пр.

Всё вышеперечисленное наблюдается, если в ответ на трансформацию местообитаний «переднего края» регионального ареала растущим городом вид (или иной филум) направленно осваивает этот

последний³¹, а не снижает численность пропорционально изменённости местообитаний, чтобы в конце концов покинуть их насовсем, сохранившись лишь в достаточно ненарушенных биотопах. Прежде всего он уходит с «архипелагов» местообитаний на «материк», так как самое «дальнее» из «давлений» города на природный ландшафт (приходящее первым) — дробление ранее связного «лоскутного одеяла» видовых биотопов на «острова», разделённые так называемым матриксом. Напомню, что матрикс — это ландшафт, неподходящий даже как транзитные местообитания либо рискованный для использования их в этом качестве, не говоря уж о размножении — из-за обилия так называемых «экологических ловушек»³².

Также исследуется, в силу каких особенностей биологии (особенно поведения) «городские» особи лучше используют выигрыш и «уходят» от рисков, чем обитающие в исходных — «сельских» или «лесных» — популяциях. Данный анализ лёг в основу прогноза потенциалов урбанизации разных видов птиц. Последние зависят лишь от жизненной стратегии

³¹ сразу или с запозданием, после более или менее длительного «отступления» к периферии региона. Первый случай соответствует прямой урбанизации, второй — возвратной (глава 1).

³² См. «Ловушки, эволюционные и экологические», <http://www.socialcompas.com/2019/01/21/lovushki-evolyutsionnye-i-ekologicheskie/>. Происходящее сейчас глобальное потепление чрезвычайно опасно тем, что превращает в «ловушку» все сколько-нибудь изменённые человеком местообитания Земли — разными способами для разных видов, но со сходными результатами. См., как именно это происходит, для южного соловья *Luscinia megarhynchos* https://vk.com/wall-139717607_1022, нетопыря-карлика *Pipistrellus pipistrellus* <https://nplus1.ru/news/2021/02/13/pipistrellus-pipistrellus> и красноголовых шилоклювых тимелий *Pomatostomus ruficeps* https://vk.com/wall-139717607_1392.

вида³³, и не связаны с морфоэкологической специализацией и таксономической принадлежностью. На этой основе показывается:

— когда вид «реагирует изменением» на «давление урболандшафта», осваивая его или отступая к периферии, а когда остаётся пассивным синантропом;

— почему виды с лабильной стратегией урбанизируются первыми, а с консервативной запаздывают, и «поворачивают» к урбанизации лишь после долгого (первые десятки лет) «отступления» к природной периферии региона.

Мы рассказываем, как птицы и прочие позвоночные «отвечают» на «вызов», рождённый проблемами, связанными с урбанизацией. «Ответ» здесь лучше «приспособления» в смысле СТЭ, ЭТЭ [Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Шварц, 1980; Северцов, 2008] и даже общей теории систем (ОТС). Мы видим опережающие, а не реактивные изменения³⁴, направленные или на исключительно быстрое (годы, первые десятки лет) освоение урболандшафта, или на «выход из-под воздействия». Напомню, что выход из-под воздействия — это сокращение численности, сжатие ареала в зоне влияния города, перераспределение населения вида в регионе к периферии и пр. Обе стратегии равно «решают» проблему изменения местообитаний, «подрывающего» жизнеспособность

33У близких видов (одного рода, одной гильдии, т. е. в экосистеме конкурирующих за общий ресурс) стратегии варьируют по положению на градиенте «консерватизм vs лабильность». Эта оппозиция предложена В.М.Галушиным и А.В.Кузнецовым [1991, цит.по: Фридман и др., 2016] для классификации жизненных стратегий дневных хищных птиц и выявления межвидовых различий в механизмах жизнеспособности популяций при резких колебаниях ресурсообеспеченности. Она характеризует «ответ» населения вида на рост средней стохастичности по параметрам корма, местообитаний и пр. Консервативные виды и популяции более специализированы в морфоэкологическом плане, с высоким постоянством территориальных (часто и социальных) связей, жёсткими биотопическими предпочтениями. Неблагоприятные изменения они релаксируют, меняя места кормления, кормовые методы, эксплуатируемые части обширных участков, но сохраняют присутствие вида на территории и жёсткость связей.

Лабильные, наоборот, «следуют за средой»: все три типа связей (с местообитанием, территорией, социальными — между особями в сообществе), образующих видовую стратегию, у них максимально подвижны и изменяются сообразно сменам в ближайшем окружении. Заранее «оставляя» местообитания, меняющиеся в неблагоприятную сторону, они вовремя появляются там, где подходящие биотопы (в том числе временные) возникли заново, даже если эти места изолированы от их прежнего гнездования. Поэтому дихотомия консерватизм — лабильность продуктивна в прогнозе урбанизации «диких» видов птиц и млекопитающих. Отчасти она соответствует противопоставлению видов-специалистов и генералистов, в том числе в контексте исследований урбанизации [Callaghan et al., 2019a]: но лишь отчасти. См. подробней обзоры [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018].

34Одновременно в региональной фауне есть виды, в ответ на «давление» города ведущие себя сугубо реактивно, так называемые пассивные синантропы: см. таблицу 1 в «Городе как заказнике...». Но это менее всего интересно: здесь нет ни приспособления, ни эволюции, анализируемых в книге.

региональной популяции вида X; однако при современной глобальной урбанизации первый вариант стратегически выигрышен, второй проигрышен, ведёт к ловушке (затем и катастрофе) эндемизма [Суслов, 2014; глава 2.10.4]. Показывается, что все виды региональной авифауны, оказываясь «под давлением» развивающейся агломерации, способны к первому варианту, однако носители консервативной жизненной стратегии — отнюдь не сразу. Они поначалу «пробуют» второй, и «возвращаются» к первому только если не исчезли за годы уязвимого существования на периферии региона, с раздробленным ареалом и сократившейся численностью: это так называемая возвратная урбанизация.

В книге исследуется (микро)эволюция, сопровождающая это приспособление, с точки зрения форм естественного отбора, действующих при урбанизации «диких» видов. Кроме того, рассматриваются последствия этого отбора в а) выработке адаптаций и б) формообразовании. Здесь всего показательней сугубая универсальность первых и ничтожность вторых, хотя современные города разрослись настолько, что «острова» урболандшафтов стали сравнимы по площади с лесными, луговыми, болотными массивами того же региона или даже их превосходили, а «продукты» успешной урбанизации — специализированные городские популяции разных видов чем дальше, тем больше демографически обособлены от региональных.

Мы опровергаем нулевую гипотезу, обосновывая, почему «урбанизация — не domestикация»: чем изменения, созданные первой (взятые по отдельности и в корреляциях), качественно отличны от описанных для второй. Забегая вперёд, скажем, что изменения при урбанизации созданы приспособлением к совершенно иному стрессору — неустойчивости и изменчивости среды, подвижности границ средовых выделов, за которыми особи следуют и в которые «вписывают» участки обитания. А при domestикации стрессором выступает страх перед человеком, вольерой и хлебом в модели Д.К.Беляева. Из-за этих различий:

1) особи в «городских» популяциях характеризуются повышенной стрессоустойчивостью, далеко не всегда связанной с повышенной (морфо)изменчивостью, как у домашних животных;

2) они «инвестируют» прежде всего не в рост численности (своей или родственников), а в формирование и последующее поддержание популяционной структуры популяции и/или её «закрепителя» во времени, сигнального поля. Домашние животные этого лишены человеком;

3) при главном в процессе domestикации — отборе на миролюбие и/или доброжелательность к людям по методикам Д.К. Беляева [1983], О.В.Трапезова [2007, 2014, 2020], Н.Н.Кудрявцевой [1999, 2015; Кудрявцева и др., 2004] животные лишены возможности как-либо сортировать стимулы, выбирать и оценивать возможные среды обитания:

сперва их так или иначе ставят перед фактом, позже избегание выбора уже так или иначе закреплено отбором. Хотя ситуация выбора особью-одиночкой (участка, условий существования, в том числе социальных партнёров и конкурентов, или форм поведения в проблемных ситуациях, созданных данными условиями) может и не так широко распространена, но зато именно она связана с быстрыми эволюционными изменениями. В том числе с самыми быстрыми – при урбанизации «диких» видов.

Успешность последней требует разрешения первоначально травматичного выбора между консерватизмом и лабильностью поведения в отношении местообитаний, пространства, социальных компаньонов³⁵, причём не к преобладанию одной из альтернатив (что многожды происходит в природных биотопах каждого вида и равносильно смене вектора адаптации, но не жизненной стратегии), а в пользу их «амальгамы» — развития способности реализовать обе противоположности одновременно. Какая из двух реализуется «здесь и сейчас», в данной обстановке, какие масштабы времени и пространства захватит реализация, прежде чем животное перейдёт к иному поведению, определяется также «здесь и сейчас», каждый раз заново, динамикой среды и её стохастичностью.

Это адаптация широкого значения: выбор между «создать адаптацию к урбосреде» или «отступить за зону воздействия города» перед птицами городских популяций «ставится» снова и снова, с каждым следующим «шагом» урбанизации, влекущим их «вверх» по городскому градиенту, во всё более гемеробный ландшафт. Если амальгама получится, «нужда обращается в добродетель», прежний стрессор в фактор связности группировок и устойчивости популяций. Если нет — урбанизация вида останавливается на этапе, когда популяция устойчива (т. е. воспроизводит пространственно-этологическую структуру) при данном уровне средового стресса, но «не идёт» на территории, где он выше [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман, 2018, рис.1].

Между тем неучёт возможности выбора животным не только игнорирует наиболее общее свойство живого, но и резко меняет

³⁵Консерватизм жизненных стратегий в отношении всех трёх оказывается одним из проявлений превентивно-защитных адаптаций (ПЗА). Как всякая адаптация, они «защищают» определённые жизненные отправления от неблагоприятных изменений среды, но направленных не на противодействие им, а на недопущение контакта особи с фактором пессимальности. ПЗА, работающие всё более на опережение, в итоге оказываются более устойчивы, чем «защищаемая» функция, что толкает животное к «отступлению» из областей, затронутых изменениями, в область сохранившихся предсказуемости и комфорта существования. Это исключает возможность приспособлений «в ответ на воздействие», даже когда они для организации легки, и приближает наступление катастрофы эндемизма. См. Суслов В.В. Оптимизация стресса и ароморфная эволюция: целеполагание в поведении и эволюции, <http://www.socialcompas.com/2014/08/28/optimizatsiya-stressa-i-aromorfnyaya-evolyutsiya-tselepolaganie-v-povedenii-i-e-volyutsii/>

интерпретацию, казалось бы, хорошо изученных явлений. В том числе демонстрирует разную природу параллельных изменений морфологии, физиологии, поведения, фиксируемых при урбанизации «диких» видов, с одной стороны, и domestikации домашних — с другой. В книге показывается, что первые суть проявления закона гомологических рядов (ЗГР) Н.И. Вавилова, вторые — нет.

Характер существования городских популяций больше соответствует модели Вавилова, чем Беляева, а отбор на пересечение границ позволяет объяснить парадокс «городских» гомологических рядов – быстрое формирование при низком разнообразии вариаций и малом наборе варьирующих признаков. Напротив, характер существования одомашненных видов (отчасти — популяций видов-синантропов, вроде сизаря, домового воробья, домового ворона *Corvus splendens*, галки *C. monedula*, воронка и касатки, белой трясогузки *Motacilla alba* и пр.) больше соответствует модели Беляева, чем Вавилова. Отсюда следует общетеоретический вопрос о границах применимости ЗГР, ранее в литературе не ставившийся: он разрешается в главе 2.10.

Благодарности

Никакую книгу не сделаешь в одиночку, усилиями одних только авторов. Как минимум также важны коллеги, с которыми спорили, от чьих данных или идей мы отталкивались, думая как сделать их лучше объяснимыми в рамках собственной концепции, превратив из возражения в частный случай собственных представлений. Увы, любовь исследователей к собственным теориям чрезмерна, порой настолько, что препятствует новому знанию, мешает увидеть её несоответствие данным. Каждый отдельный учёный, как и обыватель, «в среднем» не удовлетворяет требованиям критерия фальсификации Поппера — ищет подтверждений, а не опровержений своим построениям, больше доверяет ненадёжным данным "за" них, чем совершенно надёжным "против" [Фридман, 2017, с.9-13]. Разумеется, кроме такой субъективной привязанности учёного к своей теории есть и объективная: о ней речь пойдёт ниже, когда дойдём до эпистемы.

В обоих случаях разумней действовать по русской поговорке «не люби понововщика, люби спорщика»: для любого прогресса научной теории исключительно важен круг оппонентов, выполняющих эту работу "за нас": чем сильнее их доводы и глубже исследования, тем лучше их конкурирующие объяснения выступают оселком для "заточки" твоих собственных теоретических конструкций³⁶ (если, конечно, те это выдержат). Нам посчастливилось получить таких критиков: Александр Анатольевич Махров, Юрий Андреевич Насимович, Марина Владиславовна Фридман, Егор Леонидович Лыков, Григорий Станиславович Ерёмкин просматривали книгу в рукописи, их возражения, соображения и замечания много способствовали её улучшению, и содержания и стиля. Марине Владиславовне мы особо признательны за разъяснение ряда мест в работах, посвящённых генетике урбанизации, и функций фигурирующих там генов, как и генов, анализируемых в рамках модели самодоместикации *Homo sapiens*. Отдельные благодарности Анастасии Владимировне Харламовой (ИЦиГ СО РАН) за консультации по особенностям содержания лисиц и норок в ходе эксперимента Д.К.Беляева и Владимиру Леонидовичу Вершинину (УрФУ) за плодотворные дискуссии, консультации по аномалиям у амфибий и их поведению и, особенно, за поиск узкоспециальной литературы по поведению жаб в наземных биотопах. Конечно, все ошибки, упущения и недочёты, буде отыщутся, остаются на совести самих авторов.

³⁶См. исследование М.Г.Ярошевского про роль оппонентского круга в построении культурно-исторической теории в психологии Л.С.Выготским, <https://wolf-kitses.livejournal.com/157060.html>

Читателей, наиболее заинтересовавшихся проблемой урбанизации и, шире, экологией города (или же самых въедливых и критичных к нашим эволюционным построениям) прошу присылать дополнения, замечания и возражения на e-mail первого автора: wolfkites2@gmail.com

Глава 1

Города как «арены» микроэволюционных процессов

Резюме

Как «арены» микроэволюционных процессов анализируются современные города в планетарном процессе урбанизации: распространения городских ареалов по территории и соединения в образования на уровне выше города (агломерации и т.д.). Показывается, что городская динамика в современном мире представляет собой «медленную катастрофу», долговременно изменяющую природные ландшафты так, что подрывается жизнеспособность популяций населяющих их птиц, млекопитающих и прочей биоты.

Изменённые человеком (рукотворные) ландшафты создают экстремальную среду обитания, города — её квинтэссенция. Рассмотрено приспособление «диких» видов птиц к этой негативной динамике. Они приспосабливаются путём направленной инвазии в рукотворный ландшафт, быстрых изменений популяционной структуры, экологии и поведения особей, восстанавливающих жизнеспособность популяции в новых условиях и содействующих ещё большему освоению экстремальной среды, с проникновением на всё более изменённые человеком участки. Урбанизация «диких» видов птиц, млекопитающих, рептилий и пр. означает успешное освоение урбосреды и формирование городских популяций, специализированных к этой последней. Она — кульминация всех форм освоения рукотворных ландшафтов: микроэволюция идёт здесь много быстрее природных (тем быстрее, чем выше антропогенная трансформация ландшафта, и максимальна в урбосреде).

При подобном приспособлении популяционная система вида в регионе «делится» на две части. Первая — динамичные популяции, вторая — консервативные или реликтовые. Динамичные популяции производят инвазию в рукотворный ландшафт, меняют биологию и «конструкцию» популяционной системы вида в сторону большей лабильности отношений, лежащих в её основе — социальных, биотопических и территориальных связей. Эти изменения универсальны у разных видов птиц (включая консервативных и считавшихся урбофобами) и связаны с успешностью освоения изменённой среды обитания. Последняя прямо пропорциональна степени лабилизации жизненной стратегии вида и обратно — длительности её «задержки» во времени у наиболее консервативных видов, с «отступлением» на периферию региона. Урбанизация консервативных видов происходит только потом; инвазия в новую среду, с изменением экологических предпочтений и поведенческих стереотипов оказывается «возвращением» после долгого «отступления» из изменённых биотопов в оставшиеся ненарушенными, почему была названа возвратной (в противоположность прямой урбанизации более лабильных видов тех же самых родов и семейств). Освоение городов «дикими» видами птиц и других позвоночных — самое яркое выражение тех же микроэволюционных процессов. «Городские» популяции данных видов наиболее динамичны и сильнее всего обособлены от исходных.

Динамичные популяции вида устойчивы к продолжению антропогенных трансформаций ландшафта, их усилению в каждом данном месте и/или распространению на ещё незатронутые территории. От этого они даже выигрывают: растут численно, расширяют ареал, «вбирают» в поведенческий репертуар новые техники взаимоотношения особи с изменённой средой и её компонентами, так называемые инновации. Консервативные популяции противоположны динамическим буквально во всём. Пассивно «держась» за оставшиеся «острова» видовых биотопов (а часто и за предковый — реликтовый образ жизни в них), они сохраняются там, пока продолжающаяся урбанизация не «дойдёт» и туда, начнёт их усиленно нарушать, фрагментировать. Тогда они сокращают численность

пропорционально изменённости местообитаний, а потом «отстают» ещё периферийнее. Они весьма уязвимы к продолжению антропогенных изменений и в долгосрочном плане обречены: рано или поздно трансформация местообитаний «ликвидирует» все их «традиционные» места гнездования.

Эволюцию рукотворных ландшафтов люди могут регулировать, меняя пространственную картину происходящего, отчасти затормозить, но не остановить вовсе. Отсюда урбанизация и другие формы их освоения «дикими» видами, связанные с образованием динамических популяций "под давлением" антропогенного изменения биотопов на территории региона — последний шанс на спасение в районах давней (или быстрой) урбанизации.

1.1. Расщепление популяционной системы вида: динамичные vs консервативные популяции

Суть урбанизации — освоение городских ареалов «дикими» видами птиц, млекопитающих, и другими группами биоты. Там складываются специализированные «городские» популяции, которые дальше:

а) растут численно, расширяют экологическую нишу в городе — осваивают новые (филогенетически нетипичные для вида) местообитания, вырабатывают прежде нехарактерные кормовые методы, расширяют внутригородской ареал;

б) эволюционируют — происходят направленные изменения экологии и поведения, несколько позже — морфологические, ещё позже так называемые кандидатные генетические, то есть общие как для неродственных популяций, так и видов.

Каждое из таких изменений фено- и генотипа представляет собой элементарное эволюционное явление, т. к. направленно и необратимо. Вместе они радикально меняют судьбу населения вида, город освоившего, как в плане приспособления к вызвавшим это трансформациям среды обитания (оно обретает анализируемый далее динамизм), так и в плане микроэволюции. «Городские» популяции сперва интенсифицируют обмен особями с исходной, но затем постепенно отделяются от них, и чем дальше, тем больше, с перспективой полного разделения [Фридман, Ерёмкин, 2009; Sol et al., 2014; Alberti et al., 2017; Фридман, 2018; Sayol et al., 2020].

К изменениям, вызванным урбанизацией, относятся не только приспособление, но в первую очередь микроэволюция. Сегодня активно обсуждается вопрос относительного вклада в них фенотипической пластичности vs генотипически обусловленных изменений под действием естественного отбора [Lowry et al., 2013; Miranda, 2017; Sepp et al., 2018]. Задача главы — рассмотреть города как «арены» эволюционных процессов: как планетарная экспансия городских ареалов и основные тенденции их исторического развития определяют оба аспекта микроэволюции у «городских» видов, приспособление и

формообразование, продолжив тем самым работы предшествующего периода [Фридман и др., 2000; Фридман, Ерёмкин, 2009].

Поскольку один автор орнитолог (другой — генетик и эволюционист), спектр изменений, вызванных урбанизацией, рассматривается преимущественно на птицах. Наравне с ними использованы данные по другим группам позвоночных, чтобы подчеркнуть всеобщность происходящего — как это делают все исследователи данной проблемы.

При успехе процесса вид «расщепляется надвое»: динамичные популяции в урболандшафте³⁷ vs консервативные в исходных биотопах. С этого момента судьба тех и других различна, а динамика противоположна у всех видов авифауны региона: как обычных и многочисленных, так и редких, уязвимых или угрожаемых [Фридман и др., 2016]. Под динамизмом вслед за С.С.Москвитиным [2001, цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009] понимаем способность птиц «дистанционно оценивать ландшафтную картину больших пространств, в совершенстве ориентироваться, своевременно и направленно реагировать на конкретную климатическую, экологическую и антропогенную ситуацию и высокоэффективно пользоваться ими для себя». Высокий «динамизм» позволяет виду «менять» характер связи населения с «кружевом» местообитаний с положительной на отрицательную и обратно в зависимости от динамики последних в ареале конкретных популяций, особенно в ответ на фрагментацию видовых биотопов или нестабильность условий среды. В ответ на изменения среды обитания разные виды и популяции демонстрируют разную степень динамизма, оказывающегося самым важным моментом в реакции на происходящее.

С.С.Москвитин показал, что успех внедрения новых видов в район г.Томска (19 видов за XX в., в том числе закрепление в южнотаёжной зоне «южных» и «лесостепных» видов) вызван разными причинами или их сочетаниями, но всегда при высоком динамизме внедренцев. Его же демонстрируют виды-потенциальные урбанисты, когда легко и успешно осваивают городские экологические ниши в разных городах внутри ареала. Поэтому «динамизм» популяционной системы вида причинно связан с такой её «конструкцией» («проточность группировок» и «дальний порядок» обмена особями между ними, и др., см. [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.3]), чьё становление определяет успешность урбанизации и которая необходима для жизнеспособности городской популяции

³⁷Включая зону влияния города — «острова» лесов, лугов и болот, управляемые его развитием. Её граница определяется средней дальностью выезда горожан на отдых в выходные дни. В нынешних автозависимых городах, «расползающихся» агломерациях она соответствует изохроне двух-трёхчасовой доступности центра [Фридман и др., 2016; Alberti et al., 2017].

[Фридман и др., 2016]. Успешная урбанизация «диких» видов птиц есть *крайнее проявление* этого «динамизма», его наиболее специализированная форма.

Динамичные популяции осваивают ранее нехарактерные местообитания, «изобретают» новые кормовые методы, способы гнездования (в том числе использующие людей, их постройки и технику), новые формы взаимодействия с социальными компаньонами — микроколонии, кооперативное размножение и пр. Это так называемые инновации, особенно привлекающие натуралистов (англ. *innovative behaviour*, *innovations*, способность их продуцировать — *innovativeness*), см. [Sol et al., 2013, table 1; Sol et al., 2016; Фридман и др., 2016; Dukatez et al., 2020]. Вот некоторые примеры:

— земляные вьюрки *Geospiza septentrionalis* стали питаться кровью олуш на колониях и, что совсем необычно для рода, нектаром кактусов *Opuntia echios* var. *gigantea*³⁸;

— сороки *Pica pica* в «углубление и развитие» сбора клещей на овцах стали расклёвывать их кожу и поедать кусочки плоти [Березовиков, 2007]. Они же в поисках корма обследуют трещины и щели в разные вертикальных поверхностях (стены каменных и деревянных домов, береговые обрывы и пр.). Птицы движутся, цепляясь когтями или подтягиваясь на лапах, прижавшись широко раскрытыми крыльями и опираясь на хвост, периодически перепархивая с места на место [Березовиков, 2014]. В последние 30-40 лет на южном Алтае они активно питались зимой плодами яблони ягодной *Malus baccata*, с 2010-х гг. перешли на более крупные и сочные плоды домашней яблони *Malus domestica* (предпочтителен сорт «Зауральское заливное»), сливы и малины. Птицы таскают и расклёывают их при уборочной в сентябре, и также поступают с мелким картофелем. К питанию яблоками активно подключились зимующие дрозды-дерябы *Turdus viscivorus* [Березовиков, Шершнёв, 2013].

— большие синицы *Parus major* в горном массиве Бюкк (восток Венгрии) сходно расклёывают нетопырей-карликов *Pipistrellus pipistrellus*, зимующих в пещере Ишталон-Кё. В зимние дни стайки синиц кормятся у входа в пещеру; услышав писк проснувшегося зверька, они проникают туда, осматривают стены и потолок в поисках источника звуков. Найдя жертву, убивают её клювом, выносят наружу, и расклёывают на деревьях, поедая мозг, мясо и внутренности. Нападения были следствием бескормицы и прекратились после развески кормушек [Estók et al., 2010].

38https://en.wikipedia.org/wiki/Vampire_ground_finch

Большие синицы также гнездятся по обрывам в норах в луговом биотопе, лишь с отдельными деревьями [Шупова, Чаплыгина, 2017], в городах — в вертикальных металлических и бетонных трубах ограждений, фонарей, столбов и т. п. полых или открытых сверху конструкциях. Летком служит, например, отверстие для проводов [Грищенко, Яблоновская-Грищенко, 2004; Березовиков и др., 2016]. Столь же свойственно это голубой лазоревке *Parus caeruleus*³⁹. Такие места занимаются птицами до 15 лет подряд, несмотря на гибель гнёзд в отдельные годы из-за заливания дождями, хищничества полозов или кошек *Felis catus* [Березовиков и др., 2016]. Развеска дуплянок поблизости не снижает частоты гнездования в трубах: вход туда служит релизером. При гнездовании в слишком глубоких трубах птенцы гибнут, будучи неспособны выбраться, но часто в следующий год птицы снова выбирают эту «ловушку», гнездятся буквально «на костях» прошлого выводка. С глубины <40 см вылетали все слётки больших синиц (у лазоревки — <30 см); 40-60 (35-40 см) — только частично, гибли самые слабые; при >60-90 (>50 см.) гибли полностью [Сиденко и др., 2017];

— Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major* в лесопарках городов, вокруг санаториев и пр. начал посещать кормушки и/или помойки для питания антропогенными кормами. Птиц привлекают крупные куски белого хлеба, макароны, даже и с соусом, кусочки мяса и жира из вторых блюд с гарниром и пр. Дятлы их поедают на месте, могут уносить для раздалбливания как в «кузнице», докармливают ими слётков [Фетисов, 2015] или носят птенцам [Резанов, Резанов, 2016; Березовиков, Таболина, 2017]. Дятлы, прикормленные к кормушкам, гнездятся рядом с ними; если те пустуют, летят к коттеджам и интенсивно «кикают», «требуя» наполнения, а также собирают хлебные крошки с асфальта [Березовиков, Таболина, 2017].

В парках Санкт-Петербурга вид урбанизируется, в том числе в Павловском парке численность выросла с 10 пар в 1978 г. до 15-17 в 1990 и 25-30 в 2016-2019. Там же у дятлов отмечено попрошайничество у людей и взятие корма с рук, включая случай, когда делающая это самка сразу кормила им следующего за ней слётка [Кретова, Ильинский, 2019]. Это не отмечали в Москве, где урбанизация *D. major* не началась, в противоположность уже завершившейся у белоспинного дятла *D. leucotos* [Фридман, 2010; Фридман и др., 2016]. Кормление хлебом птенцов на

³⁹Также лазоревки гнездятся в трещинах стен зданий, предпочитая самые узкие; в плафонах неработающих фонарей; в вентиляционных отверстиях в стенах зданий, забранных решёткой с очень мелкими ячейками. См. данные отслеживания необычных мест гнездования ряда видов птиц г.Москвы в рамках программы «Птицы Москвы и Подмосковья»: http://birdsmoscow.net.ru/proekt_unusual_nest.html, http://birdsmoscow.net.ru/proekt_unusual_nest_lazorevka.html <http://birdsmoscow.mybb.ru/viewtopic.php?id=107&p=2>

прудах Караганды — один из признаков успешной урбанизации лысухи с камышницей *Gallinula chloropus* [Березовиков, Таболина, 2014].

— С 2000-х гг. тихоокеанские чайки *Larus schistisagus* освоили Магадан (гнездятся на плоских крышах). Где-то до 2012 г. они были крайне толерантны к сизарям *Columba livia*, сталкиваясь с ними нос-к-носу на мусорных ящиках, хотя первые сообщения об охоте на голубей и расклёвывании сбитых машиной появились с 2011 г. Летом 2012-2013 гг. активная охота стала массовой в постоянных местах кормления или отдыха сизарей. Пристально глядя на голубей, чайка выбирает жертву, дальше быстро проходит между ними. Подойдя близко к намеченной жертве, она вытягивает шею с клювом в линию и делает короткий бросок. Чайка хватает голубя и держит, периодически встряхивая; ослабевшая птица добывается ударом клюва. Реже чайка спокойно ходит среди голубей, и вдруг одного из них бьёт клювом сверху. Если жертва не взлетает, а падает, она добывает и поедает её. Возможно, часть охотничьих элементов перенята магаданскими чайками у воронов *Corvus corax*, охотящихся на голубей много ловчее [Зеленская, 2014].

— Белые аисты *Ciconia ciconia*, зимующие в Намибии, в засуху ловят привлечённых водопоем овсянок (капских *Emberiza capensis* и бледных *E. impetuanii*) и канареечных вьюрков (желтобрюхого *Crithagra flaviventis* и белогорлого *C. albogularis*). Расхаживая по бетонному борту водопоя, аист выцеливал жертву, хватал её поперёк тела или за крыло, и проглатывал (до нескольких птиц за 5 мин.). Охота наиболее интенсивна и успешна на зорях, при максимуме толчеи у водопоя: мелкие птицы, теснимые горлицами и рябками, пробуют пробиться к воде и игнорируют опасность от аистов. Поведение могло развиваться из подражания черношейной цапле *Ardea melanocephala*, регулярно охотящейся у водопоев на капских горлиц *Oena capensis* и других птиц [Малашичев, Малашичева, 2018];

— Клинтухи *Columba oenas* Европейской части бывшего СССР в 2005-2010 гг. радикально сменили ландшафт (из леса в сельхозугодья) и места гнездования — полые бетонные опоры ЛЭП вместо дупел, подобно диким сизарям *Columba livia*, заселяющим ниши в боковых стенках оврагов. Возможно, это впервые сделали в подражание гнездящимся там же галкам *C. monedula* молодые голуби из «лесных» группировок, сохранившихся вопреки общему падению численности в предыдущие годы [Фридман и др., 2016]. В 2017-2019 гг. подобное гнездование отмечено на территории г. Санкт-Петербурга на территории Юнтоловского заказника, также по соседству с галками (ранее там клинтухов не отмечали). Следовательно, инновация независимо возникает в разных частях ареала.

— Орлы-могильники *Aquila heliaca* по р.Северской Донец в 1980-90 гг. освоили ранее избегаемые местообитания: саженные сосняки,

достигшие спелости. Сменился и способ гнездования: гнёзда устраиваются наверху старых сосен. То и другое вызвало быстрый рост численности: все новые места гнездования в Днепропетровской, Луганской и Донецкой областях приурочены к сходным местам боровых террас. Ещё одна инновация — гнездование в лесополосах 1950–60 гг. посадки или в отдельных деревьях и рощицах по степным балкам — одновременно возникла в Степном Крыму и междуречье Северского Донца в 2000-х гг. [Ветров, Милобог, 2008, 2013; Тильба, 2015, цит. по: Фридман и др., 2016].

Тот же процесс зафиксирован в Волгоградской, Ульяновской («нетипичные» гнёзда отмечают с 1996–1999 гг.) и Самарской областях. В первой рост численности продолжается вопреки сокращению популяции малого суслика *Spermophilus pygmaeus* (она достигла 75–90 пар). Благополучие «нетипичных» орлов создано тремя изменениями: 1) учащение гнездования в лесополосах и на опорах ЛЭП; 2) переселение к селам, где больше скота и сусликов; 3) повышенная осторожность к людям и технике (дистанция вспугивания могильника намного выше, чем у степного орла *A. rapax*). Процесс поддерживается благожелательностью людей к орлам, примелькавшимся у селений и не вызывающим интереса [Белик и др., 2010; Корепов, Строков, 2015; Павлов, 2015, цит. по: Фридман и др., 2016].

— Сокол-балобан *Falco cherrug* во второй половине XX в. освоил гнездование на скалах в Крыму (дотоле случавшееся единично), что сильно увеличило численность. Сегодня там ~50 пар — крупнейшая группировка на юге Европейской части б.СССР. Гнезвился он и на скальных выходах высоких берегов Южного Буга и Днестра, но исчез после 1980-х: потенциально полезная, эта особенность не закрепилась ввиду общего сокращения видовых популяций⁴⁰, где была только частью их спектра изменчивости, но не отдельностью. С 1990-х гг. в степной части Украины сокола перешли к гнездованию на опорах магистральных ЛЭП посреди агроценозов и к питанию грачами *Corvus frugilegus* вместо сусликов (ставших совсем редкими). Там численность вида сильно выросла, он расселился по всей степной зоне; в лесостепной, как и прежде, он гнезвился на деревьях, почему и фактически исчез, подорванный сокращением кормовой базы, вырубкой старых лесов,

400 более важных факторов сокращения вида см. «Как рынок уничтожил балобана в Казахстане», <http://www.socialcompas.com/2015/04/17/kak-rynok-unichtozhil-balobana-v-kazahstane/>. Это верно и для других крупных соколов, например, кречета, <http://www.socialcompas.com/2019/02/12/kak-rynok-unichtozhaet-krecheta/>. Периферийные популяции, зависящие от «подпитки» нерезидентами из основной части ареала, при этом исчезают, даже будучи незатронутыми воздействием.

уничтожением пойменных и байрачных лесов при создании водохранилищ [Милобог и др., 2010].

— Орлан-белохвост *Haliaetus albicilla* на юге России сперва загнезвился в лесозащитных полосах (благодаря чему проник в безлесные степи), потом там же на опорах ЛЭП. Общий рост численности вида ведёт к полукOLONиальному гнездованию в подтопленных лесах у крупных водохранилищ. За ~30 лет возникли скопления из 4-6 гнёзд в 300-500 м друг от друга, обычны коллективные ночёвки и групповые кормёжки [Белик, 2007; Белик и др., 2008; Белик, 2013].

— Лебедь-кликун в Латвии переселялся на пруды рыбхозов и небольшие искусственные пруды (77% подтверждённых и 56% — вероятных мест гнездования), в меньшей степени — бобровые запруды [Boiko, 2010, цит.по: Фридман и др., 2016]. В той же работе анализируются подобные изменения у других редких и уязвимых видов птиц.

— Обозревая случаи нетипичного гнездования вяхиря *Columba palumbus* в городах Калининградской обл. (следствие успешной урбанизации!), Е.Г.Лыков с соавт. в 2012 г. предположили скорое гнездование их на зданиях. В конце 2010-х гг. «процесс пошёл» по нарастающей: в сезон размножения 2019 г. найдено 2 подобных гнезда, в 2020 г. — 10, в основном на балконах многоэтажных домов в корзинах, цветочных ящиках и пр. ёмкостях, реже на пристенном кондиционере [Гришанова и др., 2020].

— В Москве в последние 8-10 лет у ястребов тетеревиатника *Accipiter gentilis* и перепелятника *A.nisus* сложилась тактика охоты в городских кварталах. Гнездятся они в лесных массивах, вроде ГБС, Мытищинского или Пироговского лесопарков, охотятся в застройке поблизости. И именно на лесных птиц: дроздов и пр. питающихся ягодами (первый) или «просачивающихся» через город мелких воробьиных мигрантов, в основном вьюрковых (второй). Ястреб спокойно сидит на границе леса с застройкой, на крыше детсада или другого невысокого строения («спиной к лесу, лицом к городу»). Там, видимо, хищника жертвы «не ждут». Взлетая, он атакует птиц, движущихся «назад», из города в лес. Те в этот момент много менее насторожены, чем на кормлении или в перемещениях в собственно городе, что обеспечивает успешность охоты.

— Освоение урбанизированных ландшафтов Приднестровья грачом *Corvus frugilegus* началось в 1980-е годы и заняло около 15 лет. К началу 2000-х годов грачи привыкли зимой кормиться прямо на тротуарах и во дворах, снуя между ногами прохожих подобно воробьям и сизарям, чего раньше не наблюдалось [Тищенко и др., 2002, цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009].

— В разных городских популяциях тетеревики сразу после их появления отмечено множество нетипичных и уклоняющихся стереотипов охотничьего поведения: чисто соколиные способы охоты, охота на чердаках, выслеживание в густых сумерках, «мышкование» среди травы. Во втором-третьем поколении все они вошли в норму охотничьего поведения «городских» птиц, не только гнездящихся, но и зимующих [Белик, 2003, цит.по: Фридман, Ерёмкин, 2009].

S.E.Overington et al. [2009] создали базу данных по инновациям кормодобывания, просмотрев 204 журнала начиная с 1960 г.; на настоящий момент их отмечено >3800 у 1248 видов птиц. Отечественные журналы и сборники туда не вошли, аналогичной базы по их публикациям нет; «рассыпанные» там сведения пропадают впустую.

Если динамичные популяции под «давлением» развивающихся городских ареалов меняются, то консервативные, наоборот, делаются ещё стенотопней, жёстче «привязываются» к видотипичным кормовым методам, территории, прежним соседям по группировке, вопреки изменениям, вызванным урбанизацией. Подобное поведение для них контрпродуктивно и даже губительно (вариант катастрофы эндемизма) [Жигарев, 2004; Фридман, Ерёмкин, 2009]. Так, глобально угрожаемый вид — степная пустельга *Falco naumanni* в прикумских ксерофитных полупустынных степях образует две чётко обособленные популяции в 40 км друг от друга: урбанизированная компактная Нефтекумско-Затеречная и степная диффузная Дадынско-Состинская (около 400 и 100 пар соответственно). Первая показывает тенденцию к росту, вторая неустойчива. В последние годы идёт заселение видом селитебного ландшафта, численность «городских» пустельг растёт, гнездящихся в кошарах — падает [Ильях, 2012].

Динамичные популяции благополучны прежде всего потому, что в городах и их зонах влияния легко осваивают уменьшенные и изолированные аналоги исходных биотопов, постепенно занимая всё более изменённые их варианты. Они же и более продуктивные, с более мягким климатом и т. д. «плюсами» урбосреды [Фридман, 2018, разд.6]. Здесь благоприятней всего высокогетерогенные ландшафты, поддерживаемые хозяйственной деятельностью: луговые или кустарниковые кулисы полей, лесные микрофрагменты между полями и вдоль дорог, «традиционный с/х ландшафт» с лугами, садами и перелесками вокруг деревень, живые изгороди и «зелёные острова» в городе, вплоть до минимальных во дворах, на улицах и вокруг домов. Эти участки могут стать вторичными центрами концентрации (англ. *hotspots*) биоразнообразия — но лишь после занятия динамичными популяциями «диких» видов, т. е. в контексте урбанизации [Жигарев, 2004; Kühne, Freier, 2013; Rosin et al., 2016; Фридман, Суслов, 2018; Фридман, 2018;

Callaghan et al., 2019b; Villaseñor et al., 2020; Wood, Esaian, 2020]. Тогда их численность в данных биотопах быстро растёт, а дальше стабилизируется на более высоком уровне, чем в исходных.

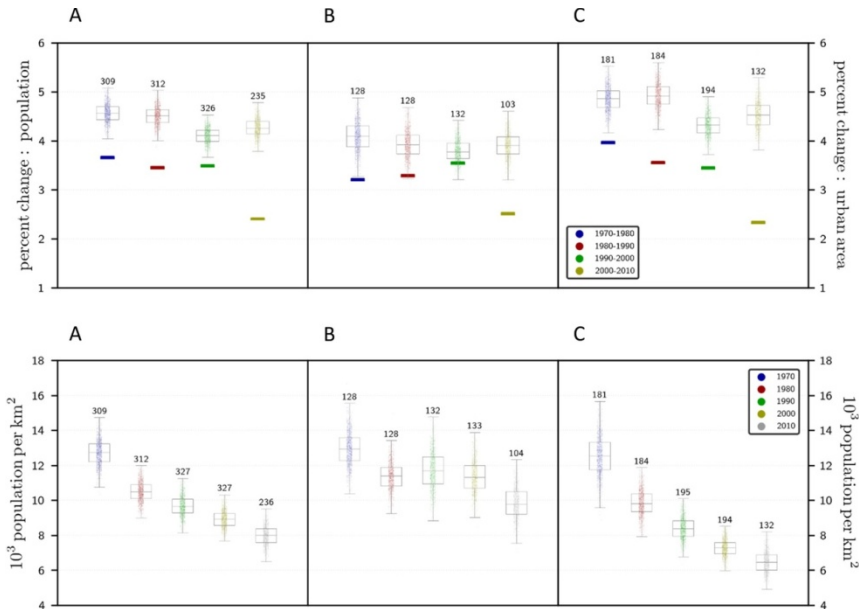


Рисунок 1. Везде на планете города растут по площади быстрее, чем по людности.

Обозначения. Показаны глобальные агрегированные тренды изменений городов по площади (бокс-графики) и по людности (чёрточки) по декадам (верхняя панель) и плотности городского населения (нижняя). А, В, С. Бокс-графики показывают медиану, 1-й и 3-й квартили, ограничения сверху и снизу — пределы умеренных выбросов для среднегодовых темпов роста городских ареалов в изученной выборке. Разный цвет — разные декады, цифры над графиками — число населённых пунктов, используемых для подсчёта темпов роста за данную декаду.

Источник. Güneralp et al., 2020, fig.2.

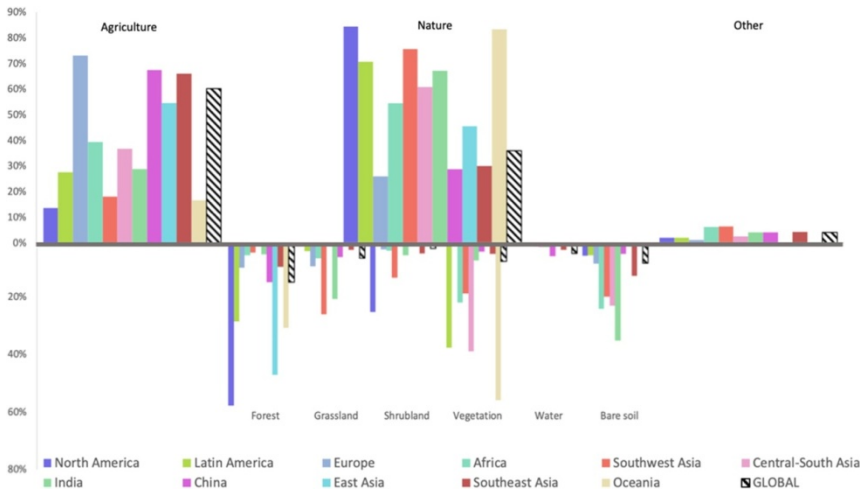


Рисунок 2. Утрата региональных ландшафтов при территориальном росте городов, с некоторым приращением их внутри города. Показан % общего расширения городской территории, достигнутого за счёт других типов ландшафтов — с/х (сверху слева), природных (центр) или иных (справа). Классы местообитаний слева направо: лесные, открытые травянистые, кустарниковые, озеленённые территории, водные, бэдленды. Цветом показаны регионы: синий — Северная Америка, салатный — Латинская Америка, светло-синий — Европа, аквамариновый — Африка, красный — ю.-з. Азия, розовый — центральная и южная Азия, светло-зелёный — Индия, фиолетовый — Китай, голубой — Восточная Азия, печёночный — ю.-в. Азия, бежевый — Океания, полосатый — общемировой.

Источник. Güneralp et al., 2020, fig.5.

Далее, динамичные популяции устойчивы к изменениям «кружева» местообитаний, вызванным эволюцией урболандшафта, хотя те повсеместны и быстры [Dukatez et al., 2020]. Везде на планете города растут по площади быстрее, чем по людности (**рис.1**), «конвертируя» в урболандшафт окружающие полуприродные местообитания, в том числе сельхозугодья (**рис.2**), а также «собираются в стаи», формируя агломерации и другие образования на уровне выше города (**рис.3**). В меру их становления у разных видов птиц внутригородские лесные «острова» (ГБС в Москве, Павловский и другие парки вокруг и внутри Ленинграда, парки Варшавы, Легнице, Берлина, других городов Европы) не только не потеряли большую часть разнообразия авифауны в последние 40-60-100 лет (хотя это следует из моделей «островной биогеографии»), но и пополнились новыми [Жигарев, 2004; Luniak et al., 2007; Tomiałojc, 2007; Морозов, 2009; Ives et al., 2016; Фридман и др., 2016; Luna et al., 2018; Кретьова, Ильинский, 2019].

Консервативные популяции⁴¹ в этой же ситуации «цепляются» за «острова» исходных биотопов, избегая их уменьшенных и изменённых аналогов, даже когда те многочисленны. Они максимально уязвимы ко всем трансформациям ландшафта, особенно происходящим вследствие трёх главных угроз биоразнообразию развитых стран:

1) интенсификации сельского хозяйства, с ростом пестицидной нагрузки, пример пострадавших — птицы открытых местообитаний ЕС и Северной Америки [Hallmann et al., 2014; Heldbjerg et al., 2018];

2) интенсификации лесного хозяйства и рекреационной нагрузки (дендрофильная авифауна Германии и Средней Европы [Flade, 2012]);

3) ростом расчленения, изоляции и «дробления» местообитаний агломерациями (вся авифауна Северной Америки [Rosenberg et al., 2019] или Европы [Burns et al., 2021]).

Когда воздействие переходит порог, они «отступают» в крупнейшие массивы лесов, лугов и болот «по краям» региона, но трансформация «полуприродных» ландшафтов, связывающих эти массивы, ставит вид под угрозу и там [Фридман и др., 2016, рис.6; Фридман, 2018; Wilson et al., 2019]. Эта динамика гарантирует вымирание уязвимых видов в староосвоенных регионах; в долгосрочном плане (до 2052 или 2100 г.) для них это полный тупик, учитывая грядущий кризис «выхода за пределы»⁴². ООПТ всех типов расширяются много медленней расширения городов, на беду растущих интенсивней всего в так называемых «горячих точках» биоразнообразия (англ. *Biodiversity hotspots*) [Elmqvist et al., 2013; Aronson et al., 2014; McDonald et al., 2020].

⁴¹Этих же видов, часто сосуществующие с динамичными; или других, остающихся урбофобами при данном «давлении» города (англ. *urban avoider*). Однако урбанизация не закрыта для них [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018]. Либо такую динамику показывает всё население вида в регионе, в котором он так и не начал урбанизироваться, или урбанизация была неудачной, как у певчего дрозда *Turdus phylomelos* в Калининграде в противоположность Москве [Гришанов, Шукшина, 2015; Кузиков, 2013]; у чёрного дрозда *Turdus merula* или большого пёстрого дятла в Москве и вокруг в противоположность Санкт-Петербургу [Нанкинов, 2008; Фридман и др., 2008; Кретова, Ильинский, 2019].

⁴²Даты взяты из прогноза динамики мирового хозяйства и экологических изменений в рамках известной модели «пределов роста» (англ. *The limits to growth*, стандартный сценарий) в 1972 г., сделанного до 2100 г. Он более чем подтвердился в первые 40 лет, есть все основания для подтверждений и в следующие 40. Авторы ожидали, что человечество вымрет, изменит структуру экономики и социума, и благодаря этому развитие по сценарию «бизнес как всегда», гарантирующее экологический кризис и коллапс хозяйства к 2050-2070 гг. удастся остановить, сменив «нулевым ростом», при котором возможно устойчивое развитие. Однако не вышло, глобальный капитализм «движется» по той же кризисной траектории, что в 1970-90-х гг. [Randers, 2012; Фридман, 2017, глава 2]

Города⁴³ «продолжаются» в регион сетью коммуникаций: железных и автодорог, линий ЛЭП, трубопроводов и пр. Уплотнение и ветвление сети (порождающее «пятна» застройки в «узлах» и на «вершинах» графов) идёт на порядок быстрее роста самих городских ареалов, ликвидируя связность природных сообществ. Вымирание «диких» видов, продолжающих «отступление» к периферии, в этих условиях лишь откладывается на потом.

Напротив, урбанизация даёт шанс сохраниться даже редким и угрожаемым видам, в том числе и из Красной книги МСОП [Ives et al., 2016; Luna et al., 2018; Фридман, 2018]. В староосвоенных регионах, где растущие агломерации «съели» природную периферию (Европа, Северная Америка, Япония, восток КНР), этот шанс буквально последний. Сильно неполный перечень таких случаев см. [Фридман и др., 2016; Фридман, 2010, 2018]. Поэтому урбанизация территорий больше вредит биоразнообразию за пределами городов, чем в них, где зачастую полезна [McDonald et al., 2020].

Christopher D. Ives et al. [2016] картировали распределение 1643 угрожаемых видов растений и животных Австралии по территории этой страны (с Тасманией и прилегающими островами). Дальше они анализировали, в какой степени оно перекрывается с территорией находящихся там 99 реальных городов с населением >10000 чел. и со смоделированными фиктивными городами: они охватывали ту же территорию и биорегион, что и настоящие, но размещались случайно. Последнее нужно для определения, какой % угрожаемых видов избирательно сохраняется на городской территории и/или предпочитает урболандшафт.

Выяснилось, что на единицу площади в австралийских городах обитает больше угрожаемых видов, чем в иных (негородских) ландшафтах того же биорегиона: ~ 30% списка. Распределение растений и животных отличается: редкие виды растений обитают в меньшем числе городов, однако у них значимо больший % ареала попадает на их территорию. Сравнение распределений видов в действительных и фиктивных городах показывает большую концентрацию угрожаемых видов в первых из них, нежели на окрестных территориях, даже учитывая такие факторы как первичная продукция и расстояние от побережья [Ives et al., 2016].

⁴³Здесь и дальше упоминания «города» подразумевают «вместе с зоной влияния» (городской регион, раньше писали «уезд»). Как говорят географы, его население обслуживается функциями городских центров; природные ландшафты, напротив, обслуживают их «метаболизм» и преобразуются урбанизацией [Seto et al., 2011; Elmquist et al., 2013; Güneralp et al., 2020]. Собственно город (городской ареал) везде оговаривается особо: его внешние границы заданы изохроной часовой доступности для поездок с городской окраины в центр [Фридман и др., 2016].

У птиц динамичные популяции сохраняют устойчивость (или растут) даже при долговременной (первые десятки лет) депрессии населения данного вида в регионе [Фридман, Ерёмин, 2009, с.26-27], и даже у видов, считавшихся урбофобами из-за крайне консервативной жизненной стратегии, либо у уязвимых вследствие редкости и подверженности другим рискам, прямо не связанным с урбанизацией [Alberti et al., 2017]. Освоение урболандшафта при прочих равных снижает риск вымирания от изменения местообитаний и в этих условиях коррелирует с ростом численности [Dukatez et al., 2020].

Уточним термины. Географы знают две «урбанизации» — населения и территории (какого-то региона). Первая — рост доли горожан среди жителей и/или распространение городского образа жизни на сельскую периферию, включая превращение в горожан загородников, ездящих на работу в город ежедневно, раз в несколько дней и т.д. Вторая — территориальная экспансия городских ареалов, с «захватом» участков природных и сельских ландшафтов окрест. Города заняли ~3% территории суши, но застроено там ~0,6%, а запечатано асфальтом, фундаментами домов и т.д. лишь 0,45%. Рост городов разного уровня в составе агломераций, или агломераций в составе национальной (сегодня и мировой) сети идёт сопряжённо [Angel et al., 2011; Seto et al., 2011, 2012; Liu et al., 2014; Angel, 2016]. Последовательно возникают и превращаются друг в друга такие образования на уровне выше города, как агломерация, опорный каркас расселения, урбанизированная полоса, мегалополис (**рис.3**, слева направо)

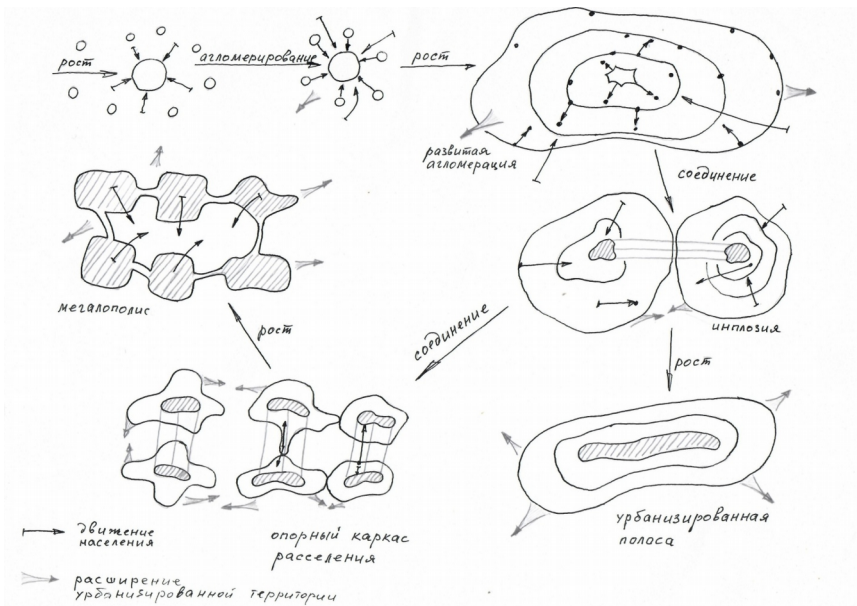


Рисунок 3. Формы урбанизации на уровне выше города и их последовательная эволюция.

Примечание. Составлено автором по: [Лаппо, 1997, цит. по Фридман и др., 2016; Seto et al., 2012; Angel, 2016]. Рисунок Ольги Шимкович.

Центры равного уровня «притягиваются» друг к другу, полоса между ними урбанизируется много быстрее, чем в других направлениях, из-за экономии времени при перевозках сырья, товаров, запчастей и комплектующих (эффект имплозии). Как говорят географы, крупные города — центральные места региона: своими функциями они обслуживают подчинённые города, делают их экономически зависимыми, стимулируют урбанизацию вокруг них и по линиям связи между ними и главным городом. Её пространственная картина задана характером транспорта, осуществляющего коммуникацию между городскими ареалами (экспрессный или непрерывный), и целями участников движения (работа, рекреация, грузоперевозки), см. анализ Б.Б. Родомана [2002, с.74-82].

Так возникают агломерации, где «ядро» управляет ростом городов разного уровня, находящихся на ближних и дальних «орбитах» вокруг центра. Оно рождает «волны» ускорения или торможения роста подчинённых городов, «пробегающих» центробежно с периодом 25-30 лет (описанные эволюционными моделями урбанизации). Развитие самого «ядра» задано разделением труда и структурой товарооборота в сети

подобных агломераций — опорном каркасе расселения [Лаппо, 1997, цит. по: Фридман и др., 2016].

Биологи говорят о третьей «урбанизации» (видов⁴⁴): неблагоприятные изменения местообитаний в регионе под «давлением» городских ареалов вызывают контринтуитивный ответ. Вместо ожидаемых «отступлений» к периферии «дикие» виды заселяют «острова» прежних биотопов внутри города и в его зоне влияния, всё меньшие по размеру и более изолированные друг от друга (в том числе и застроенными участками), со всё более изменённой растительностью и т.д... Процесс завершается гнездованием в самой застройке [Фридман и др., 2008; Фридман, Ерёмкин, 2009; Reynolds et al., 2019].

Урбанизация вида проходит три стадии [Evans et al., 2010, 2011]. На первой ареал «движется» центростремительно, динамичные популяции постепенно осваивают города региона, от малых до всё более крупных. На второй стадии ареал в каждом из занятых городов расширяется на всё более изменённые человеком и более гемеробные территории. Его общая площадь быстро растёт (у 9 видов дроздовых в Калининграде в 2-15 раз за 10 лет [Лыков, 2009]; то же показано при создании атласов авифауны Берлина, Воронежа, Варшавы, других городов Европы [Otto, Witt, 2002; Kelcey, Rheinwald, 2005; Нумеров и др., 2013: всё цит. по Фридман и др., 2016].

Другой вариант — развиваясь, городской ареал сам «приходит» к птицам, обитающим в природных ландшафтах ближних пригородов, уменьшая и фрагментируя их, тесня их с краёв. Такое распространение урбосреды (с исходящими от неё воздействиями) создаёт ситуации направленных изменений ландшафтной мозаики внутри гнездовых территорий и вокруг самих гнёзд птиц: падает доля (и связность) природных сообществ, растёт доля застроенных территорий, запечатанных площадей и пр. Так, данные изменения фиксировались в быстро урбанизирующемся районе прибрежной южной Калифорнии на протяжении 50 лет, в 1971-2018 гг. [Cooper et al., 2020].

Перед обитающими здесь видами, особенно долгоживущими хищными, с крупными территориями и высокой привязанностью к ним, к многолетне-постоянным гнёздам это ставит проблему приспособления,

⁴⁴Как синоним также употребляется «синурбанизация» (и производное — виды-синурбанисты) или «синантропизация» («синантропные виды»). Последнее не вполне правильно, т. к. связано с развитием толерантности *особей* к людям и технике, в общем случае независимом от урболандшафта (например, в сельских населённых пунктах). Напротив, урбанизация вида — формирование, потом и обособление *популяций*, устойчивых в этом последнем, направленно приспособляющихся к особым условиям существования в городах [Marzluff, 2005; Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016; Johnson, Munshi-South, 2017; Фридман, 2018].

описываемую «принципом чёрной королевы⁴⁵» — сохранить существующие места гнездования, а то и занимать новые, можно лишь постоянно меняясь сообразно происходящим изменениям, полностью негативным для исходной популяции и для «первоначальных» местообитаний «городских» особей (близких к природным, лишь более фрагментированным и нарушенным «по краям»).

Анализ Daniel S. Cooper et al. [2020] показывает, что из местных видов хищных птиц одни способны к такому приспособлению (краснохвостый *Buteo jamaicensis* и красноплечий *B. lineatus* канюки, перепелятник Купера *Accipiter cooperi*), другие нет (воробьиная пустельга *F. sparverius*, белохвостый дымчатый коршун *Elanus leucurus*, беркут *Aquila chrysaetos*, прерийный сокол *F. mexicanus*). Первые увеличивают число действующих гнёзд, одновременно меняя их расположение и ландшафтное окружение как вблизи (250 м. буферной зоны вокруг них), так и вдали (670 м.) сообразно идущей урбанизации. Доля урболандшафтов вокруг гнёзд здесь растёт (сравнивая со случайно выбранными локациями), растёт частота гнездования на экзотических видах деревьев, доля повторно используемых гнёзд низка (исключая *B. jamaicensis* в последний период наблюдений).

У них же отмечены особенно урботолерантные пары, переносящие гнездовые участки в районы с «более городским» окружением (включая задние дворы, эстакады хайвеев, школьные стоянки, пристани яхт, районы застройки и пр.), когда оно предоставляет ресурсы, отсутствующие на природных территориях. Перепелятник Купера даже предпочитает более урбанизированные территории, хотя «наступление» селитебной зоны на природные ландшафты в 2017-2018 гг. сравнительно с 2002-2003 гг. остановилось. Поэтому численность трёх вышеназванных видов растёт, они сохраняют прежние гнездовые участки в районах, много более урбанизированных, чем в 1970-1980-х гг., и даже занимают новые [Cooper

45Она же Красная королева: образ, заимствованный из «Алисы в стране чудес» Л.Кэрлла: «нужно всё время меняться, чтобы остаться самим собой». Метафора была предложена Ли Ван Валеном для всякой «гонки вооружений» между изменениями среды (в том числе биотическими, вроде эволюционного совершенствования «средств нападения» хищника и/или «стратегий защиты» жертвы, то же относится к конкуренции в среде, слишком гомогенной для разделения ниш и т. д.) и изменениями организации биосистем в масштабах эволюционного времени. См. Алексей Гиляров. Гипотеза Чёрной королевы может объяснить вымирание наземных млекопитающих, https://elementy.ru/novosti_nauki/432059/Gipoteza_Chernoy_Korolevy_mozhet_obyasnit_vymiraniye_nazemnykh_mlekopitayushchikh. Виды хищных птиц, выдержавшие урбанизацию вокруг Лос-Анджелеса за эти 50 лет, способны меняться так, что эволюция урболандшафта им не мешает или даже способствует устойчивому существованию и успешному размножению территориальных пар, а вот исчезнувшие — увы. Не изменившись в достаточной степени, они ощущали происходящее как радикальное ухудшение среды, почему вымирали на данной территории — как виды млекопитающих в работе, пересказанной А.М.Гиляровым.

et al., 2020]. Что означает успешное освоение города и становление «городской» популяции.

Вторые виды противоположно реагируют на происходящие изменения. Они продолжают гнездиться на местных деревьях и направленно избегают урболандшафтов, «обрастающих» их места гнездования: доля этих последних вокруг гнёзд со временем оказывается ниже случайно выбранных локаций. Что означает «отступление» на оставшиеся «острова» природных ландшафтов, в ближайшем будущем — падение численности, в долговременной перспективе — исчезновение из города. Это уже случилось с 3 видами из 4, лишь воробьиная пустельга ещё гнездится [Соорег et al., 2020]. Другой пример — область распространения камышницы в Калининграде за 2000-е гг. увеличилась, хотя вид тяготеет к природным территориям, его плотность со степенью урбанизации коррелирует отрицательно. Область распространения более многочисленной лысухи не изменилась, но выросла плотность [Лыков, 2015].

На третьей стадии численность, ранее бывшая постоянной, растёт с ускорением до некоторого «порога насыщения», тем большего, чем дальше зашло расширение экологической ниши и ареала — т. е. чем глубже и полней урбанизация вида [Evans et al., 2010, 2011; Møller et al., 2012]. Одновременно усиливается перекрывание экологических ниш между видами одной гильдии, до почти полного совпадения⁴⁶ [показано как для птиц, так и для млекопитающих, Жигарев, 2004, 2007; Фридман, Ерёмкин, 2009, с.97-100; Лыков, 2009; Лыков и др., 2009; Фридман, Суслов, 2018]. Это не отменяет «островного» характера городских биотопов у всех видов, но делает фрактал их «архипелагов» более плотным. Это верно даже для «традиционных синантропов», связанных с зданиями и «вкрапленной» в них растительностью, использующих для кормления или гнездования потоки людей, мусорные баки, кафе, места отдыха и другие аспекты городского метаболизма.

Итак, в городских популяциях уязвимость к островному эффекту падает пропорционально времени от начала урбанизации, к её завершению — практически до нуля. Исходные популяции, наоборот, к нему крайне чувствительны, тем больше, чем консервативней жизненная стратегия вида (хотя без урбанизации островной эффект обуславливает неустойчивость группировок во фрагментированных местообитаниях

⁴⁶И наоборот, у видов, сохраняющихся на территории, испытывающей воздействия города, перекрывание ниш растёт пропорционально «давлению» и изменённости местообитаний. Т.е. эти последние — прокрустовы ложа для всех видов птиц, от быстро урбанизирующихся до «пассивных синантропов». Однако первые их используют с выгодой для себя, почему осваивают следующие, ещё более изменённые территории, тогда как вторые еле выдерживают, чтобы исчезнуть с усилением изменённости. См. «Город как заказник...», *op.cit*, табл.1.

даже у лабильных видов [Фридман и др., 2016]). Резистентность к островному эффекту — первое и важнейшее эволюционное «новообразование» в городских популяциях «диких» видов, второе — «прогноз» изменений урбосреды и «следование» за ними на протяжении всей жизни особи вместо верности территории, соседям, прежним биотопам в исходных популяциях [Фридман, Ерёмкин, 2009; Minias, Janiszewski, 2016; Sepp et al., 2018; Sol et al., 2018], третье — инновации в экологии и поведении [Dukatez et al., 2020; Sayol et al., 2016, 2020; Sol et al., 2013, 2016].

По словам К.Н. Благосклонова: «Поведение — разведка эволюции». Начало урбанизации — в изменениях поведения и связанных с ним индивидуальных характеристик: страх перед хищником и другими опасностями, агрессивность, смелость, инновативность (обычно в решении задач с кормовым подкреплением) и её противоположность (неофобия, стрессируемость), исследовательская активность и пр. Сравнение «городских» популяций птиц по обоим параметрам с «сельскими»⁴⁷ или «лесными» для разных городов — весьма популярная тема исследований. На сегодня сделано 36 подобных сравнений, в 33 отмечены значимые различия, с «масштабом», пропорциональным времени урбанизации и отражающим её микроэволюционные «результаты» [Miranda, 2017, table 7.1]. В 5 из 6 случаев «городские» птицы оказывались агрессивней, в 24 из 26 редуцировали оборонительное поведение (правда, о «меньшем страхе» говорить не приходится), в 6 из 11 — большую готовность рисковать; 9 из 12 работ показали однотипность этого рода различий между разными парами «городских» и исходных популяций [Miranda, 2017, table 7.1].

Поведенческие изменения «тянут» за собой морфофизиологические. Так, у больших синиц в Великобритании клюв становится длиннее и тоньше, вследствие массового увлечения кормушками, куда его надо просовывать через сетку. Именно там носителей соответствующих генных вариантов отличает повышенный репродуктивный успех, но не в Голландии, где такие кормушки нечасты, см. [Bosse et al., 2017]. У людей эти гены ответственны за форму лица, у дарвиновых вьюрков — за форму клюва.

Осваивая разные города о.Пуэрто-Рико, гребенчатые анолисы *Anolis cristatellus* делают более термостойкими, что адаптивно в условиях городского «острова тепла», нагретого асфальта, металлических заграждений и бетонных стен. У «городских» ящериц значимо выше максимальные температуры, при которых они ещё могут двигаться и охотиться. Выше и переносимая температура тела, что значительно

⁴⁷Англ. *rural* в литературе обозначает всякие внегородские популяции, с которыми происходит сравнение, даже обитающие в природных (скажем, лесных) биотопах.

расширяет набор доступных присад и поверхностей. Критический максимум температуры для «городских» анолисов в каждом из 4-х городов острова (Mayagüez, Aguadilla, Arecibo, San Juan) в среднем на $0,87^{\circ}\text{C}$ выше, чем для «лесной» популяции, из которой возникла данная городская. Разные города колонизировались независимо: в г. Mayagüez ящерицы активны при максимальной температуре 40°C ⁴⁸. Только у ящериц, выросших в городе, рост термостойкости сопряжён также с большей способностью к поведенческой регуляции температуры тела, что расширяет диапазон благоприятных температур [Campbell-Staton et al., 2020, fig.1].

«Городские» ящерицы генетически дивергировали от «лесных» независимо в каждом городе острова. Степень дивергенции тем выше, чем крупнее освоенный город (максимум — в г. Сан-Хуан). Определяя полиморфизмы по всему геному, авторы искали локусы с максимумом различий между популяциями (оцениваемых F_{st}). Их больше всего найдено в гене **RARS1** первой хромосомы, кодирующем аргинил т-РНК-синтетазу, обеспечивающую синтез белка (на нематодах показана его связь с адаптацией к абиотическому стрессу [Anderson et al., 2009, цит. по Campbell-Staton et al., 2020]). Поэтому он вовлекается в развитие термоустойчивости, идущей независимо во всех 4-х городах и достигнутой там в разной степени.

Урбанизация ведёт к накоплению 4-х несинонимичных замен в этом гене в позициях 1673, 1853, 595, 796. Первая из них функционально самая значимая: среди «городских» анолисов на 21,6% повышена доля особей, имеющих там С-С (это позиция 558 в белке, треонин заменён на серин), и понижена на 20,4% — С-Г. Только этот полиморфизм показывал значимые различия между популяциями во всех 4-х городах; именно у «городских» анолисов гомозиготы С-С более термоустойчивы, за счёт лучшей акклимации в ответ на тепловой стресс [Campbell-Staton et al., 2020, fig.2-3].

Параллельные сдвиги частот полиморфизма во всех 4-х городах говорят об их обусловленности положительным отбором. Что подтверждается анализом транскриптомов скелетных мышц ящериц в нормальных условиях и под действием теплового стресса (32°C и 25°C). В «лесных» популяциях в этом случае различалась экспрессия 818 генов, в «городских» — 421, из них общих 286. Среди них выделили гены, предположительно связанные с термотолерантностью (у них значительней разница в экспрессии между «городскими» и «лесными» популяциями, чем у остального генома). Далее авторы из кладок «лесных» и

⁴⁸Длина самой ящерицы без хвоста ~5 см. Термостойкость оценивали, укладывая их на спину при постепенно растущей температуре. Её значение, при котором ящерицы не сразу «встают на ноги», и есть предел термостойкости.

«городских» анолисов в стандартных условиях искусственно вырастили потомство ($n=7$ и 9). Гены, чья экспрессия отличалась у «лесных» ящериц, также показывали большую дисперсию экспрессии при 32°C , чем при 25°C , создавая возможность дальнейшего роста термоустойчивости под действием тех же селективных давлений [Campbell-Staton et al., 2020, fig.4].

Урбанизация разных видов птиц ведёт к повышению частоты вокализаций, составляющих песню, чтобы их «вывести» из полосы техногенного шума, мешающего распознать её видоспецифическую структуру [Gil, Brumm, 2014; Halfwerk, Slabbekoorn, 2014]. У так называемых «толстоклювых» воробьиных эта частота определяется формой клювного конуса. У мексиканского чечевичника *Haemorrhous mexicanus* исследовали, меняет ли то и другое урбанизация, анализируемая на градиенте переходов от «сельских» местообитаний к «городским» [Giraudeau et al., 2014]. Действительно, как предсказывалось, в данном ряду клюв делался тоньше и длиннее, что повышало частотный диапазон пения и максимальную частоту складывающих его звуков. Важно, что данные изменения пошли через 10 и более лет после формирования городской популяции, когда она уже показала свою жизнеспособность, растёт численно и изменила свою «естественную историю» [Giraudeau et al., 2014].

Следовательно, для самого становления «городской» популяции приспособления к конкретным факторам новой среды обитания необязательны. Они а) возникают позже, в рамках оптимизации существования нового подразделения вида в среде, чья экстремальность задана её общими характеристиками (максимумами гетерогенности ландшафтных мозаик, их нестабильности и скорости изменений в разных масштабах), а не конкретными воздействиями; б) появляются под действием стабилизирующего, а не движущего отбора, сходного с рационализирующим онтогенез в ответ на различные «возмущения» [Фридман и др., 2016; Фридман, Суслов, 2018]. Дальше увидим, что это общее правило.

Последними появляются генетические изменения, отсутствовавшие в первый период существования «городских» популяций. При урбанизации разных видов птиц позитивный отбор претерпевают варианты одних и тех же генов, рассматриваемых как кандидаты в «гены урбанизации» — **DRD4**, **SERT**, **ADCUAP1** [Evans et al., 2010, table 1; Müller et al., 2013ab, 2014, 2017; van Dongen et al., 2015].

Отметим одновременность происходящего на разных стадиях. Быстрее всего возникают сами урбанизированные популяции, устойчивые к «островному эффекту», с уже изменившейся экологией и поведением. Это происходит быстрее, чем «дикие» виды расселяются по естественным

местообитаниям, или «виды-выскочки», первыми осваивающие города — по другим типами «рукотворных ландшафтов», вроде лесополос, прудов рыбхозов и пр. [Фридман, Ерёмкин, 2009, с.62, табл.1; Evans et al., 2010, table 3]. Морфофизиологические изменения «подтягиваются» потом, на второй-третьей стадии урбанизации. Позже всего (в конце третьей стадии) отмечаются изменения генных частот, достоверно отсутствующие при становлении городских популяций [Badyaev, 2014; Partecke, 2014], но зато дающие параллелизм у разных урбопопуляций вида и у разных видов. Если в первых двух фазах ещё видна некоторая видоспецифичность (гнезда внутри труб — у синиц, гнездование на ЛЭП — у хищных птиц) вместе с фактор-специфичностью (клюв меняется у синиц там, где надо сунуть его сквозь сетку), то в эволюции прежде всего генов **DRD4** и **SERT** ни той, ни другой нет (такое отсутствие, кстати, сближает её с возвратной урбанизацией).

На первых двух стадиях урбанизации популяции пусть инновативно, но «бросают» в «архипелаге» первоначальных городских биотопов те «якоря», которыми их снабдил предыдущий филогенез. На третьей же стадии явно видна адаптация не к условиям данного города и даже не к городским условиям вообще (по фенотипу урбанизанты уже не расходятся с конспецификами-предками и конспецификами-городскими реликтами), а к непредсказуемой изменчивости любой урбанизированной среды: к тому, чтобы не «стоять на якоре» возле отдельных «островов» привычных биотопов, а постоянно переселяться между любыми «островами», в разной степени производными от привычных: эволюция идёт вместе с экспансией вверх по городскому градиенту. Экспансия из-за адаптации, пробившей брешь в данных и только данных ограничениях на отбор (теория этого есть как в СТЭ, так и в ЭТЭ) — лишь смена одного креода другим через область неустойчивости, экспансия сопровождается либо эту область, либо новый креод. Однако ни в СТЭ, ни в ЭТЭ нет теорий параллельной эволюции с многовекторной экспансией по градиенту роста разнообразия и стрессированности при стабильном фенотипе, а именно это случается при урбанизации «диких» видов.

Везде на планете площадь городов растёт быстрее их людности [рис.1, также Seto et al., 2011; Güneralp et al., 2020]. Долговременное сохранение разных видов птиц под воздействием того и другого требует, чтобы третья «урбанизация» (видов, или биоурбанизация) шла быстрее первых двух, что и видим в действительности [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.1; Фридман, 2018]. Правда, у большей части орнитофауны этот приспособительный ответ запаздывает на годы-первые десятки лет (возвратная урбанизация более специализированных видов в противоположность прямой у генералистов [Фридман, 2010; Фридман и др., 2016]). Все три «урбанизации» далее различаются по контексту.

Так или иначе, в динамичных популяциях, «рождённых» урбанизацией, все 3 типа связей популяционной системы: социальные (между особями в сообществе), биотопические (предпочтения местообитаний) и территориальные (привязанность к месту рождения, прежнего обитания и размножения vs периодические переселения, в пределе — подвижность вместо резидентности), — делаются гибче, изменчивей, быстро накапливают новизну, и всё более отличаются от исходных. Они сдвигаются всё «левей» на шкале «лабильность — консерватизм», даже если исходно вид находился у её правого края. Эта лабилизация пространственно-этологической структуры популяций, живущих под «давлением» растущего города, и одновременно жизненных стратегий их особей — предпосылка успешного освоения урбосреды [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018].

Так, в городских биотопах с большим уровнем беспокойства самки легче бросают гнёзда, чем на территориях поспокойней; при повторном размножении место гнездования и/или способ размещения гнезда чаще нетипичные [Sepp et al., 2018]. Это же происходит при следующем размножении после попадания в «экологические ловушки» (англ. *ecological traps*) — видотипичные местообитания, «вообще» привлекательные для птиц, но губительные для них или гнёзд на данной конкретной городской территории [Черенков, 1995; Møller, 1995, цит.по Фридман, Ерёмкин, 2009; Назаренко, Вальчук, 2006; Фридман, 2018].

Лабилизация жизненной стратегии образует положительную обратную связь с расширением экологической ниши в «городских» местообитаниях и инновациями. Рост числа и разнообразия уклонений от видотипичного поведения и экологических предпочтений увеличивают вариативность жизненной стратегии особей, одновременно облегчая ситуативную смену вариантов и/или «сортировку» их носителей в высокогетерогенной среде города [Rebolo-Ifrán et al., 2015; Sol et al., 2016; Sprau, Dingemanse, 2017; Minias et al., 2017, 2018].

Это, в свою очередь, расширяет экологическую нишу, позволяет виду занять новые, ещё более изменённые биотопы, т.е. «движет» урбанизацию вперёд. Везде, где это специально исследовали, появление инноваций пропорционально времени от начала урбанизации вида, и не связано с характеристиками новых местообитаний [Møller et al., 2014; Symonds et al., 2016; Garcia et al., 2017; Minias et al., 2017, 2018]. Поэтому оно — следствие изменений популяционной системы как целого (в том числе жизненного цикла «связанных» ею особей), но не воздействий на «городских» птиц разнообразных и мозаично распределённых факторов урбосреды (шум, освещённость, недокорм у птенцов, гибель взрослых и разорение гнёзд и т. д.) [Фридман, Ерёмкин, 2009; Evans et al., 2010, 2011; Lowry et al., 2013; Sol et al., 2013, 2016; Sayol et al., 2016; Фридман и др.,

2016]. «Предел» — полнота или степень урбанизации разных видов в одном регионе, как и одного вида в разных регионах, — резко различны [Лыков, 2009; Evans et al., 2010; Фридман и др., 2016]. Причины тому до сих пор неизвестны, к их реконструкции лишь приступили. Представляется, что в том и в другом случае предел задан, с одной стороны, географией урбанизации региона («угол наклона» городского градиента, см. [Фридман, Ерёмкин, 2009, рис.1; Фридман и др., 2016, рис.3]), с другой, способностью жизненной стратегии вида и дальше меняться в сторону всё большей лабильности при данных условиях [Фридман, 2010, 2018; Фридман и др., 2016].

Как видим, урбанизация рождает значительную новизну в «естественной истории» вида, «закрепляет» и усиливает её, с одновременным отделением городских популяций от «сельских» или «лесных» в признаковом пространстве и демографически [Alberti et al., 2017; Miranda, 2017]. Между ними — разрыв в плотности населения, растущий со временем от начала урбанизации: в городских популяциях она почти на 30% выше сравнительно с исходными, у некоторых видов и в 100 раз [Møller et al., 2012]. Следовательно, это микроэволюция, где приспособление к среде обитания, ранее не встречавшейся, исходно неблагоприятной⁴⁹, сопрягается с обособлением новых «единиц» популяционной системы, в городах обретающих будущее, отдельное от всех прочих, собственную динамику численности, т. е. собственную судьбу, независимую от исходных популяций и в условиях глобального экологического кризиса более благоприятную.

⁴⁹ даже для генералистов или «традиционных синантропов». У части последних — горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros*, кольчатой горлицы *Streptopelia decaocto*, обыкновенного вьюрка *Serinus serinus*, сирийского дятла *Dendrocopos syriacus* — освоение городов шло на наших глазах (с 1920-х гг. в Карпатском бассейне у чернушки, на Балканах у дятла). «Отрыв» от исходного биотопа (скальный ландшафт у чернушки, термофильные широколиственные леса у сирийского дятла, с/х ландшафт, особенно поливной, рощи и перелески между возделываемыми полями у вьюрка и кольчатой горлицы) везде шёл с задержкой, дальше следовало быстрое расселение по урбанизированным территориям [Fisher, 1953; Mayr, 1965; Божко, 1971].

1.2. Микроэволюция в городах идёт быстрее всего

Современный мир характеризует не столько рост городов⁵⁰, сколько взятие ими «под управление» всей «сельской» и «природной» периферии планеты [Elmqvist et al., 2013; Aronson et al., 2014]. Крупнейшие «острова» природных биомов (бореальные леса Сибири, Канады и Дальнего Востока, влажные тропические Амазонии и Конго и пр.) уже не развиваются в спонтанном режиме, но находятся под прямыми и непрямыми воздействиями городов, не столько ближайших, сколько «мировых» — финансовых и логистических центров глобализованной экономики⁵¹ [Laurance et al., 2014; Журавлёва и др., 2016]. Тем более это верно для их меньших участков (лесных, травянистых, береговых, горных, мангров и пр.): например, «островов» природных ландшафтов Подмосквья площадью >100 км², не разделённых внутри себя антропогенными рубежами [Захаров, 2015, рис.3]. «Обстрел» этих «архипелагов» воздействиями с городских ареалов вокруг в кратко- и среднесрочной перспективе только усиливается [Boakes et al., 2010; Alamgir et al., 2017; McDonald et al., 2020, fig.3]. «Местные» или «дальние», они действуют на экосистемы «островов» сильнее их собственной динамики [Карпачевский и др., 2009; Перцик, 2017, рис.1.2-1.3, табл.1.4]. Пример первых — «хвосты» загрязнений, потоки рекреантов, карьеры при добыче стройматериалов, другие нарушения, рождённые «экологическим следом» города; вторых — перенос загрязнений воздушными течениями, антропогенные изменения климата,

⁵⁰важнейший для природных ландшафтов в их окрестностях. С 1950-1960-х гг. в староосвоенных регионах города из немасштабных образований стали территориями, выраженными в масштабе карты. К 1970-1990-хх гг. средний размер городских ареалов превосходил таковой «островов» лесных, луговых и болотных ландшафтов данного региона, а их влияние «распространялось» по территории быстрее, чем росли площади. В СССР и других социалистических странах этот процесс был сильно замедлен: плановая экономика с превалированием общественного транспорта консервировала так называемый поляризованный ландшафт, но после гибели социализма он пошёл с ускорением и в Восточной Европе [Родоман, 2002, с.18-48; Фридман, 2017, Заключение; Фридман, 2018]. См. также «Озеленение городов СССР в 1930е гг.», <http://www.socialcompas.com/2019/10/31/ozelenenie-gorodov-sssr-v-1930e-gg/>; «Города, география с экологией», <http://www.socialcompas.com/2014/05/08/goroda-geografiya-s-ekologiej/>

⁵¹ некоторых «следах», оставляемых такого рода воздействиями, см. «Картирование разрушений биосферы потребителем классом», <http://www.socialcompas.com/2021/05/17/kartirovanie-razrushenij-biosfery-potrebitelskim-klassom/>

завоз болезней и инвазивных видов, опасных для аборигенных сообществ⁵² [Anderson-Teixeira et al., 2020].

Прямое влияние «дробит» и «пережёвывает» их, угрожая ликвидировать к 2030 г. от 0,08% (тайга) и 0,67%-0,85% (влажные и сухие тропические леса) до 1,73% (мангры), 1,87% (средиземноморский ландшафт), 2,65% (широколиственные леса) площади биома [в зависимости от региона, McDonald et al., 2020, table.1]. На каждой территории уничтожение и нарушение коренных экосистем идут тем быстрее, чем больше оставшаяся площадь «острова», а местности, изменённые урбанизацией, обслуживающие города ресурсами, превышают их по площади в разы. Непрямое воздействие городов «накрывает» 90% «сельской» и «природной» периферии планеты, занимая на порядок большую территорию, чем агломерации в их «городской» части. Только производство продуктов питания в 2015 г. «обслуживала» площадь, в 36 раз большая суммы всех городских ареалов; города потребляют также древесину, стройматериалы, минеральное сырьё, нуждаются в рекреационных ресурсах и т.д. [McDonald et al., 2020].

Ответные изменения у биоты — в экологии и поведении, в т.ч. инновации, или сдвиг морфофизиологии, — в «городских» популяциях возникают исключительно быстро [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.1; Yohnson, Munshi-South, 2017; Beans, 2019]. Alberti et al. [2017] показывают, что в изменённых человеком ландшафтах эволюция ускоряется, и в урболандшафте — быстрее всего. Авторы выполнили мета-анализ >1600 элементарных эволюционных явлений: направленных фенотипических и/или генетических сдвигов, отмеченных в популяциях 155 видов птиц, млекопитающих, амфибий, рептилий, рыб, беспозвоночных и высших растений из 179 ландшафтов, более или менее преобразованных человеком, с природными для контроля [Alberti et al., 2017, table 2]. Выделив пять видов воздействий при преобразовании ландшафтов, в том числе связанных с урбанизацией, они охарактеризовали города как «арены» микроэволюционных процессов через «вклад» каждого из пяти:

А. Преобразование местообитаний: смена формы использования и растительности разных участков [Seto et al., 2011; Güneralp et al., 2020]. Здесь наиболее значимы: отдельный городской климат, «более морской», контрастирующий с «более континентальным» в регионе [Мягков и др.,

520 преобладании «дальнодействия» при нынешней сильной нарушенности биомов планеты см. «Ещё деконструкция мифов про охрану природы», <http://www.socialcompas.com/2020/11/09/eshhyo-populyarnye-mify-pro-ohranu-prirody/>.

Поэтому экологические проблемы неизменно глобальны, хоть локальны воздействия, утверждения «все экологические проблемы локальны» — глупость или ложь, в зависимости от знания говорящего. Существующие процессы в природе и обществе скорее усиливают экологический ущерб, распространяют его на новые территории, вместо ожидаемой локализации, уменьшения и восстановления «затронутых» природных сообществ.

2007]; техногенная аридизация в городах, вместе с техногенным защелачиванием почв, их уплотнением в местах массового отдыха [Коломыц и др., 2000; Жигарев, 2004]; искусственное освещение [Spoelstra, Visser, 2014; McLaren et al., 2018]; большая продуктивность сообществ в отношении зелёной массы, семенного корма, биомассы беспозвоночных, в том числе дождевых червей, опылителей, других экологически важных групп, вызванный поступлением «излишков» органики и энергии извне [McDonnell, Hahs, 2008; Baldock et al., 2015, 2019], из области так называемого экологического следа города⁵³. Так, «городские» большие синицы и лазоревки приносят птенцам больше гусениц (и более тяжёлых), хотя и содержащих меньше каротиноидов [Sepp et al., 2018].

Умеренное нарушение местообитаний фрагментацией и рекреационной нагрузкой также увеличивает продукцию и биомассу экологически важных групп биоты — растительности, беспозвоночных и пр. [Жигарев, 2004, 2007; Фридман, 2018]. Из его положительных следствий также значимы рост доступности корма и/или появление новых кормов [Фридман, 2018], из негативных — новые риски: гибель от ударов о стёкла высотных зданий, о провода, на дорогах, на птицеопасных ЛЭП, от домашних кошек и пр. В Канаде это ~269 млн. особей и 2 млн. гнёзд;

⁵³англ. *ecological footprint*. Понятие, предложенное Матисом Вакернагелем для полуколичественной оценки потребительского давления людей на биомы планеты; может рассчитываться для города, страны и т.д. Определяется «площадью территорий, нужных для того, чтобы обеспечить всем необходимым человечество при современном стиле его жизни» и рассчитывается в га. Территория, которую учитывает «след», обеспечивает людей нужным набором эксплуатируемых (а значит, частично разрушенных и трансформированных) природных ландшафтов [Фридман, 2017, с.84].

одичавшие кошки⁵⁴ губят там 116 млн. птиц (49-232)⁵⁵, домашние — 27 (80-186), энергетика, в основном инциденты на ЛЭП — 25,6 (10,1-41,2), удары о здания — 22,4 (15,8-34,5), столкновения с транспортом на а/д — 13,81 (8,914-18,7), сельское хозяйство, особенно пестициды — 2,695 (0,96-4,43), рубка леса — 2,27965 млн. мигрантов и 2,389124 (1,07681-3,701438) млн. оседлых птиц [Calvert et al., 2013, table 1]. Мало- и среднеэтажные здания губят 2,4 (0,3-11,4) млн. птиц, коммерческие леса — 1,351 (0,616-2,087) гнезд, нефтяные пятна при или после разливов от аварий судов — 321,9 тыс. особей (217,8-458,6), удары током — 481399 птиц (160836-801962), сенокос — 2209400 яиц или птенцов.

В процессе обслуживания ЛЭП в Канаде гибнет 388,274 гнезд (258,849 — 592,418), при ударах о вышки сетей связи — 220,649 птиц, создании водохранилищ на электростанциях — 152162 гнезд, о высокие трубы зданий — 64 тыс. птиц (13-69), прилов в сетях при морском промысле рыбы — 20612 птиц (2185 — 41528). Ветряные электростанции губят ежегодно 16,7 тыс. птиц (13,33-21,6), горнорудные карьеры при

⁵⁴Обратите внимание, какую чудовищную угрозу природе создают кошки. Птиц или мелких млекопитающих от них гибнет в разы больше, чем от каждого из других видов человеческой деятельности, см. *Bird lives matter!*, https://vk.com/wall-139717607_2045.

Поэтому птицы, успешно осваивающие города и другие «рукотворные ландшафты», довольно устойчивы к антропогенным изменениям местообитаний, но весьма уязвимы к действию инвазивных видов, «пользующихся» этими изменениями лучше (и разрушительней) местных, см. «Сообразительность снижает риск вымирания у птиц», https://elementy.ru/novosti_nauki/433639/Sobrazitelnost_snizhaet_risk_vymiraniya_u_ptits.

Мы, ответственные за появление этой угрозы, обязаны пресечь эту «дикую охоту» (невыгодную и опасную нам лишением «экосистемных услуг» с природных территорий города вместе с погибшими там мелкими птицами), сделав города и их зону влияния безопасной для освоения «дикими» видами птиц и млекопитающих. Горожанам отсюда прямая выгода — урбанизация птиц, млекопитающих, ящериц увеличит способность растительности «работать» на их здоровье и другие «услуги экосистем», региональных и городских. См. «Зачем нужна дикая природа в городе?», https://sceptis.net/library/id_3354.html; «Зачем Москве Химкинский лес и другие городские леса?», <http://www.socialcompas.com/2014/05/08/zachem-moskve-himkinskij-les-i-drugie-gorodskie-lesa/>; «Город как заказник...», *op.cit*.

Также показано, что зелёные насаждения вокруг домов в Барселоне улучшают когнитивные функции младшеклассников даже с учётом образования, социального статуса и других очевидных влияний. Сходное исследование выполнено в Бельгии, см. «Зелёные насаждения и когнитивные функции младшеклассников», <http://www.socialcompas.com/2021/06/08/zelyonye-nasazhdeniya-i-kognitivnye-funktsii-mladsheklassnikov/>. А полноценность сообщества в смысле приближенности данного элемента древесно-кустарниковой растительности к естественным экосистемам, в том числе присутствие разных видов фауны — птиц, амфибий, мелких млекопитающих — увеличивает его «срок службы» как средства фитомелиорации в агрессивной среде современного города. Поэтому он ниже в разы в целом искусственных насаждениях «озеленения», где, в противоположность природным территориям, эта биота отсутствует.

⁵⁵В одних случаях это медианные, в других — средние оценки, диапазон — 95% (иногда 90%) доверительный интервал или просто пределы, см. table 1 в [Calvert et al., 2013].

добыче минерального сырья — 125,529 яиц и птенцов, при создании нефтяных и газовых скважин гибнет 13182 гнёзд (7688-20249), при прокладке трубопроводов — 6314 (503-30234) и т. д. [Calvert et al., 2013, table 1]. В США ежегодно гибнет около миллиарда птиц от кошек, сотни миллионов — от столкновений со зданиями и автомобилями, десятки миллионов — от столкновения с ЛЭП, миллионы — от ударов током на ЛЭП и столкновения с вышками связи, сотни тысяч — от турбин ветроэлектростанций [Loss et al., 2015].

Когда же «городские» нарушения на природных территориях внутри и вокруг города не выходят из оптимального диапазона, города делаются лучшим местом сохранения биоразнообразия, нежели сельская периферия, в том числе для редких и уязвимых видов [Фридман, 2018; Callaghan et al., 2019b; Baldock et al., 2019]. Это верно и для дорожной сети, «распространяющей» их влияние в регион: численность 51 обычных видов птиц в Англии положительно связана с плотностью малых и местных дорог, но отрицательно — с плотностью крупных и общенациональных. Среднее увеличение численности составило 47%, сокращение — 19%; эффект был более чем наполовину выше влияний интенсификации сельского хозяйства, обычно рассматриваемых как причина таких изменений [Cooke et al., 2020];

Б. Биотические взаимодействия: сдвиг взаимоотношений «хищник-жертва», «паразит-хозяин», конкурентных и пр., в том числе вследствие колонизации «дикими» видами изменённых ландшафтов или завозом новых со стороны, часть которых делается инвазивно опасными. Развитие городов создаёт новые возможности, но и проблемы всем видам, связанным данными отношениями, местным и пришедшим извне⁵⁶. Появление новых хищников, добычи, хозяев и конкурентов ведут к большим фенотипическим сдвигам у данного вида, чем сама по себе динамика его популяций, в том числе интродукция и последующее расширение ареала. Урбанизация меняет способ распространения и взаимодействия видов, причём очень быстро, что влияет на биоразнообразие каждой группы [Alberti et al., 2017];

В. Рост гетерогенности среды обитания в пространстве и времени (мозаик парцелл растительности, форм рельефа, водоёмов и водотоков, почвенных выделов и пр.), связанный U-образной кривой с «природностью» ландшафтов. Один её максимум отмечен в крупных

⁵⁶Они расселяются самостоятельно, как сирийский дятел в Польше, на Украине и юге - юго-востоке России [Фридман, Суслов, 2018], или завезены человеком, как попугай *Psittacula krameri*, *Myiopsitta monachus*, *Peupatria* в Европе или *Amazona amazonica*, *Psittacara erythrogenys* во Флориде, скворцы *Sturnus vulgaris* и майны *Arreidotheres tristis* и пр. [Diamond, Ross, 2019, 2020].

массивах малонарушенных лесов⁵⁷, другой в собственно городе. Максимум гетерогенности урбосреды вызван малой величиной «кусочков» мозаики местообитаний, природных или застроенных, их изоляцией «матриksom» из других элементов ландшафта, с постоянными изменениями внутри и вокруг каждого из них вследствие смен формы использования каждой «позиции». На ландшафтную неоднородность «накладываются» почвенная (с учётом запечатанности части участков и подсыпки искусственных грунтов) и микроклиматическая, созданная развитием «острова тепла» над всем городом, «островов жары» над «позициями» с самой плотной застройкой и/или с неразвитым озеленением, либо далёкими от городских лесопарков [Мягков и др., 2007]. Растительность города влияет на микроклимат значительно, но локально; городская политика часто увеличивает контраст по озеленённости между районами города (бедными и богатыми, белыми и «цветными»), но может и сгладить его [Фридман, 2017; Anguelovski et al., 2018]. В анализе Alberti et al. [2017] этот фактор не значим, т.к. фенотипические сдвиги фиксировали в одном масштабе, а гетерогенность урбосреды — в другом, существенно меньшем.

Урбанизация также усиливает неоднородность населения региона по степени (или скорости) вовлечения в хозяйство ближайших городов и особенно «ядер» агломерации, что меняет нишевую структуру и биоразнообразие по всей его территории [Aronson et al., 2014]. Изменения, вызванные сменой прежних форм землепользования на «городские», быстрее всего идут по растущему краю урболандшафтов, создавая «фильтр» (или барьер) для включения местных видов в фауны городов [Захаров, 2013, 2015, 2019]. Это ведёт к их гомогенизации, потере нативных видов и экологических функций опылителей, энтомофагов, землероев, других ключевых групп биоты. Подобного можно избежать лишь при разумной политике, задействующей потенции «города как заказника» вместо обычного уничтожения [Фридман, 2017, 2018].

⁵⁷и была ещё выше в доагрикультурных лесах, пространственная структура которых включала «пятна» нелесных ландшафтов, известных сегодня как «луг», отчасти также «степь» и «тундра». По реконструкциям истории умеренных и бореальных лесов, снижение гетерогенности вызвано интенсификацией природопользования, подсечно-огневого, потом переложного земледелия и скотоводства. Лес выжигали для расширения пашни и пастбищ, в нём пасли скот, небольшие участки вырубков использовали под сенокос и пр. Со временем через пашню и пастбище «проходило» всё больше лесов, которые прежде были малонарушенными, при укорочении оборота рубок и выжиганий в сельскохозяйственных целях. Это преобразовывало леса в сторону большей однородности и одновозрастности древостоя, упрощения архитектуры полога в вертикальном измерении и ярусно-оконной мозаики — в горизонтальном. Одновременно истребляли главных создателей мозаичности — туров *Bos primigenis*, зубров *Bison bonasus*, европейских бобров *Castor fiber* [Смирнова, 1998; Торопова, Смирнова, 2014; Смирнова и др., 2015; Коротков, 2017]

В ряду природных сообществ с ростом антропогенной трансформации структура ценоза упрощается, и гетерогенность сначала падает. Предел здесь — коммерческие леса, окультуренные луга, промышленные плодовые сады и пр. Она вновь поднимается в «рукотворных ландшафтах», где участки природных сообществ делятся изнутри «пятнами» нарушений, дорожно-тропиночной сетью, местами остановок, аттракционами, торговыми точками, спортивными сооружениями и т. д. детищами «благоустройства», и чем дальше, тем больше: гетерогенность ландшафта растёт с его гемеробностью, с пиком в собственно городе. На минимуме площади здесь сосредоточен максимум разнотипных элементов, заданных формой использования каждой «позиции» (селитебная зона, промзона, озеленение, рекреация, пустыри и т.д.), к тому же закономерно — и быстро! — меняющейся во времени [Liu et al., 2014; Seress et al., 2017; Ноу, 2017; Callaghan et al., 2019b];

Г. Новые нарушения. Созданы постоянными перестройками в городах, включая ликвидацию прежних насаждений, застройки или коммуникаций, с созданием новых. Одни элементы среды меняются на другие, увеличивают или сокращают площади по всей территории города, меняют «кружево» пространственного распределения со скоростью, значимо большей, чем в других «рукотворных ландшафтах». Чем мельче масштаб, тем дольше периоды между изменениями: по этому признаку в городах различают «каркас», «ткань» и «плазму» [Гутнов, Лежава, 1984; Крашенинников, 2019]. Некоторые из перестроек вместе с восстановительными сукцессиями в определённых участках внутри городских ареалов формируют уникальные высокомозаичные местообитания — техногенные аналоги природных ландшафтов. Разрушение последних урбанизацией отчасти компенсируется «аналогами»: как местообитания они *лучше* разрушенных, а их общая площадь примерно равна площади уничтоженных однотипных природных биотопов. Другой вопрос: использует ли городская политика возможности экообустройства и сохранения биоразнообразия в «аналогах» либо попускает их уничтожить? [Фридман, 2017, 2018].

Так или иначе, техногенные аналоги природных ландшафтов в агломерациях выступают рефугиумом биоразнообразия и «накопителем» редких видов, позволяя сохранять их в городе успешнее, чем вовне — если данные территории вовремя найдены, экологически обустроены, получили статус ООПТ [Авилова, Ерёмкин, 1998; Фридман, 2017, с.104-105]. Это поля фильтрации, где осадок «активного ила» из биотенков, чересполосно выложенный на площадки, при зарастании повторяет весь спектр водно-болотных биотопов, от грязевых отмелей до сырых закустаренных лугов; разнотравные газоны: спонтанно возникшие или направленно созданные участки луговой растительности на пустырях,

среди домов и у дорог. Они, если полностью не выкашивать, сохраняют бабочек, пчёл, других опылителей и хортобионтов в городах лучше, чем в области. Третий пример: усадебные парки с разнообразным древостоем, обилием старых и фауных деревьев, устранимых в коммерческих лесах [Волкова, Соболев, 2015, 2019; Фридман и др., 2016; Фридман, 2017].

Урбанизация меняет прежние режимы нарушений, вроде управления пожарами (поток отдыхающих и горимость лесов или торфяных болот связаны прямой зависимостью даже в малоосвоенных регионах [Телицын, 1984; Владимирова и др., 2017; Павличенко и др., 2017]), затоплениями, осушениями, покосами, строительством и пр., надолго «консервирует» их «следы». Это «хвосты» загрязнений, распространяющиеся над городом, и «полосы» — в воде и почве; «пятна» свалок, гарей, незаконных вырубок и застроек, участков рекреационной дигрессии, карьеров добычи стройматериалов и т. д. места «потребления» природы региона экономикой и жителями городских центров [Карпачевский и др., 2009]. В ответ возникает устойчивость к загрязнителям: дождевых червей к тяжёлым металлам, рыбок *Fundulus heteroclitus* к полихлорированным бифенилам и пр. [Shenoy, Crowley, 2011; Kille et al., 2013; Alberti et al., 2017].

В зависимости от интенсивности и режима появления новые нарушения влияют на доступность ресурсов, продуктивность экосистем и разнообразие видов двусторонне: в одних случаях увеличивают, в других снижают. B.J. Cardinale et al. [2006] показывают, что внешние нарушения⁵⁸

58«Пятна» внутренних нарушений на территории сообщества появляются вследствие жизнедеятельности местных средообразователей и «работают» на воспроизводство ценоза, присущей ему мозаики парцелл растительности и ярусно-оконной структуры. Таковы зубровые поляны, бобровые подтопления и пруды, «окна» от вывала старых деревьев I яруса, вообще разрывы полога («gaps»), созданные разными биоценоотическими агентами. В пространстве-времени существования лесного массива их появление уравновешено «зарастанием» в ходе вторичных сукцессий, вся его территория суть мозаика нарушений, находящихся на разных стадиях зарастания, как ранне-, так и познесукцессионных. Поэтому эндогенные нарушения увеличивают сложность ценоотической структуры сообщества, создают высокогетерогенную среду обитания всем составляющим его видам, не нарушая воспроизводства их ценопопуляций и не разрушая структуры сообщества (характерного «кружева» парцелл растительности, существующего в определённых пространстве и времени). См. «Про восстановление доагрикультурного лесного покрова», <http://wolf-kitses.livejournal.com/269689.html>

Экзогенные нарушения типологически сходны, но имеют противоположный эффект: сдвигают описанный выше баланс в сторону от равновесия, а «зарастанием» — пресекают устойчивость воспроизводства климаксных стадий, с соответствующей архитектурой полога деревьев I яруса. Дестабилизация коренных сообществ тем выше, чем больше нарушений и плотней их пространственная мозаика, особенно если её «кусочки» растут и сливаются между собой. Такой механизм поддержания устойчивости сообществ и увеличения биоразнообразия — одновременно и в одном и том же процессе популяционной динамики видов-средообразователей, получил название *gap*-парадигмы [Смирнова, 1998; Смирнова и др., 2015; Коротков, 2017].

двумя способами ослабляют связь между биоразнообразием и функционированием экосистем: снизив вероятность того, что первое порождает их уникальные свойства, и увеличив вероятность контроля экологических процессов там одним таксоном.

Д. Социальные взаимодействия. Быстрый темп изменений общественной жизни и перестроек ландшафта отличает города от других человеческих поселений. Урбанизация ведёт к более тесным взаимодействиям между людьми, человека с другими видами, между городами в агломерации, «ядрами» разных агломераций, и ускоряет все их сразу [Clucas, Marzluff, 2012; Liu et al., 2013, 2014]. Сегодня, также как в Древнем мире или Средневековье [Ortman et al., 2015], «плоды» городской жизни (разнообразие профессий, мест приложения труда, форм проведения досуга, общественных зданий, мест учёбы и пр.) с ростом людности города благодаря выгодам концентрации прирастают быстрее числа горожан [Bettencourt, 2013]. Это верно и для богатства, созданного городской экономикой, но одновременно и для порождаемых ею экологического риска или «социальных язв» [Гольц, 1995; Лаппо, 1997, цит. по: Фридман и др., 2016].

Общественные изменения, рождённые урбанизацией, происходят не только в городских ареалах, а диффундируют по всему «экологическому следу». Городские функции реализуются взаимосвязанной сетью инфраструктур, исходящей из центральных мест вроде «ядер» агломераций, но «накрывающей» управляемую ими область целиком. Они организуют потоки материалов, рабочей силы, энергии и информации для экономики центров. Интенсификация взаимодействий и концентрация разнородной активности людей на небольшой площади увеличивает «угол наклона» городских градиентов. Отражая преобразование растительности и ландшафта в связи с урбанизацией, большая или меньшая интенсивность «городского метаболизма»

а) показывает уровень средового стресса (англ. *environmental stress*), который испытывают природные биотопы на разных участках градиента. Населяющие их птицы вынуждены приспособиться к нему или «отступить» [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018],

б) простирается от центральной части «ядер» агломерации до региональной периферии,

в) складывается из нескольких видов трансформации. А-Е-градиент (лат. *arbor* - дерево, *eremus* - пустыня) — смена лесных территорий застроенными; R-Н-градиент (лат. *rusticus* - деревенский, *hortus* - сад) — смена полей садами; С-С-градиент (лат. *caverna* - пещера, *cells* - полость) — рост города «вниз», с углублением и дифференциацией подземного пространства территорий, «попадающих» внутрь городских ареалов; R-М-градиент (лат. *rupes* - скала, *murus* - стена): скалы там, где они есть, всё

более замещаются стенами зданий, что важно в распределении биоты по вертикальным поверхностям [Seress et al., 2014; Захаров, 2013].

В урбанизированных регионах «дальние» взаимодействия между человеком и природой более распространены и протекают быстрее, чем «ближние»: это требует выделения «городской составляющей» в общем массиве фенотипических изменений, идущих под воздействием человека. Некоторые из них (правда, очень немногие) влияют на сообщество в целом, изменяя экосистемные функции вида. Изменения размеров, формы тела, продолжительности жизни, уровня метаболизма особей влияют на круговорот биогенов; выработка устойчивости к токсикантам сохраняет дафний, дождевых червей и т. д. в экосистеме, позволяет функционировать как ключевым видам, противостоя специфически «городским» нарушениям вроде эвтрофикации [Alberti et al., 2017, tabl.2; Johnston, Munshi-South, 2018; Beans, 2019].

Воздействия **А-Д** — продукт антропогенных преобразований ландшафтов: они различаются степенью (развитость «сети» нарушений) и качеством (развитость «очагов» замещений природных сообществ, пусть нарушенных, но включённых в восстановительные сукцессии, полностью техногенными элементами). Сравнивая изменённые территории с «контролем» (природная периферия региона), авторы получали ряды трансформации их человеком. «Вдоль» каждого природный ландшафт сперва заменяется эксплуатируемым (рекреацией, выпасом, мелиорацией и пр.), потом нарушенным (вырубками, гарями, дорогами, карьерами добычи стройматериалов, распашкой), затем вытесняется искусственным (его хронотоп и даже растительность полностью определяются человеком, а не природными процессами, вроде сукцессионных смен [McDonnel et al., 2008]). Современные города — предел ряда антропогенной преобразованности, существующего в условиях доминирования *Homo sapiens* в биосфере. Везде на планете долговременная динамика сообществ сильнее детерминирована хозяйствованием человека, отличающимся «дальнодействием», чем «местными» экосистемными процессами, но особенно в городах [Palumbi, 2008].

«Четверной максимум» 1) изменённости местообитаний; 2) гетерогенности среды; 3) нестабильности её пространственной мозаики; 4) скорости направленных изменений всего «кружева» местообитаний⁵⁹ требует от биоты, успешно осваивающей урбосреду или хотя бы пытающейся там удержаться, максимума приспособительных изменений за минимальное время [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.1; Фридман, 2010;

⁵⁹ Следовательно, урбосреда отличается наибольшими амплитудой средовых флуктуаций в каждой мозаике и скоростью направленных изменений всего «кружева» местообитаний, но на разных временных интервалах: годы и 5-10-20 лет, что соответствует «шагам» эволюции урболандшафта.

Johnston, Munshi-South, 2017; Beans, 2019]. Анализируя «вклады» воздействий А-Д в эти последние, авторы определили в них так называемую «городскую подпись» (англ. *urban signature*) — специфику изменений, «запущенных» именно урбанизацией [Alberti et al., 2017, рис.3]. Дальше в рамках той же модели они

а) выделили воздействия, наиболее связанные с урбанизацией населения и/или территорий;

б) выделили элементарные эволюционные явления, где «отклик» биоты (амплитуда и/или качество изменений фенотипа — морфофизиологии, поведения, жизненного цикла, экологических предпочтений, функции в экосистеме) суть функция именно степени урбанизации.

«Подпись» оценивали четырьмя переменными:

1) «Городские нарушения» (*Urban disturbance*), «производимые» урбанизацией и «распространяемые» ею в регионе. Она категориальна: 7 классов трансформированности ландшафта плюс природные территории как контроль;

2) «Городской свет» (*City Lights*), освещённость ночью: варьирует непрерывно, от 1 в городских центрах до 0 в «дикой природе»;

3) «Антропогенность биома» (*Antropogenic biome*), доминирование человеческой деятельности в структуре и динамике природных сообществ данной территории, оцененная плотностью населения (6 классов от 6 в плотных поселениях до 1 в «дикой природе»);

4) Собственно урбанизация (*Urbanisation*): разность плотностей населения в 2000 и 1900 гг. для разных пикселей земной поверхности.

В анализ включены три «фоновые» переменные, влияющие на изучаемую зависимость фактора и отклика: скорость смены поколений у данного вида; как именно установлено микроэволюционное изменение, син- (сравнением особей в изменённых местообитаниях с природными) или диахронно (долговременное изучение популяций, находящихся под воздействием); фенотипический сдвиг имел генетическую основу или нет? Отклик — это размах изменений в ответ на воздействие в степени $\frac{1}{2}$, единообразно оцениваемый для разных признаков фенотипа при помощи так называемого числителя Холдейна (*Haldane numerator*):

$$\ln |(X_1 - X_2)_d| - \ln |(X_1 - X_2)_u| / CV_p,$$

где X — значение признака в популяциях, выросших при данных условиях, индексы 1 и 2 — разные условия среды на антропогенно нарушенных (d) vs природных (u) территориях, CV_p — коэффициент вариации для объединённых значений признака [Alberti et al., 2017].

Добавление «городских» переменных резко увеличило объяснительную силу модели, т.е. города — важнейшие из «арен» микроэволюционных процессов, «запущенных» антропогенной

трансформацией местообитаний (рис.4). Одни и те же воздействия (А-Д) в рамках урбанизации вызывают больший фенотипический сдвиг, и во всех группах биоты идут гораздо быстрее (отражая большее селективное давление [Alberti et al., 2017, fig.3]). У видов, включённых в анализ, влияние урбанизации на микроэволюцию опосредовано тремя воздействиями из пяти. Самые значимые из них социальные и биотические взаимодействия (вселение хищника, жертвы, хозяина или конкурента, но не само по себе вселение или экспансия после него), трансформация местообитаний влияет слабей ожиданий [Alberti et al., 2017, table 1 и fig.3].

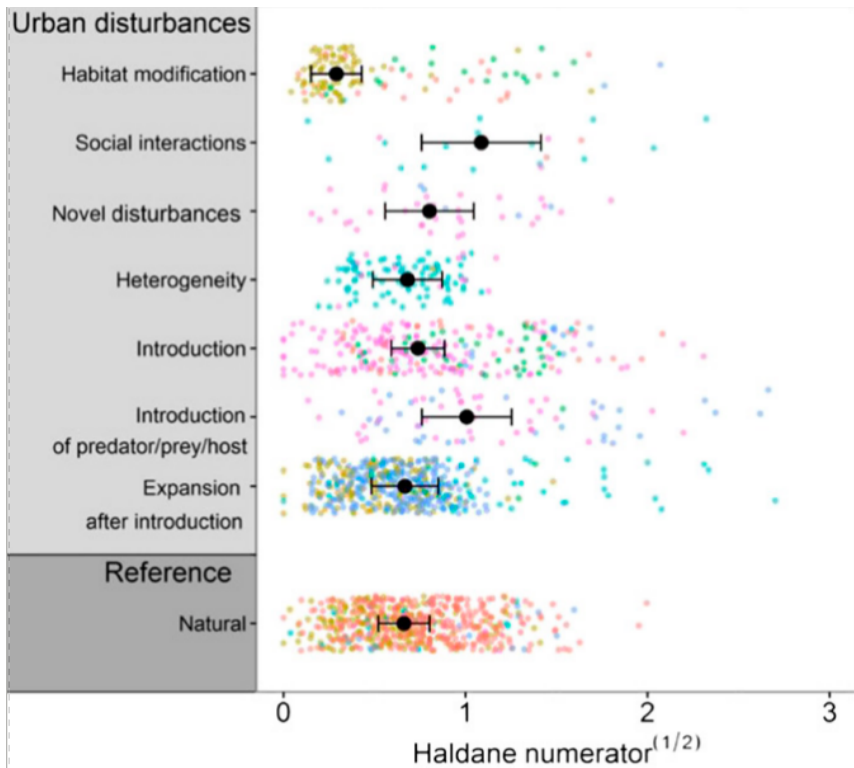


Рисунок 4. Темпы эволюции в городах сравнительно с другими типами «рукотворных ландшафтов», данные для разных таксонов. «рукотворных ландшафтов», данные для разных таксонов.

Обозначения. Ось X – масштаб изменений в ответ на воздействие, числитель Холдейна, строки сверху вниз – воздействия, включающие в себя эффекты урбанизации («городскую подпись»), см. текст: трансформация местообитаний, социальные взаимодействия, новые нарушения, гетерогенность ландшафтов, вселение вида (на новые территории), вселение биоценотических партнёров –

хищников или жертв, хозяев паразитов, экспансия вида после вселения, в сравнении с микроэволюцией в природных ландшафтах. Цвета точек – группы биоты: лиловый – млекопитающие, бежевые – птицы, аквамариновые – герпителии, голубой – рыбы, синий – беспозвоночные, розовый – растения.

По: Alberti et al., 2017, fig.3; места оценки воздействий vs природный контроль см.там же, fig.1.

Последнее контринтуитивно, и требует осторожной интерпретации: здесь могут «подвести» наша классификация «городских» нарушений или «природа» видов, использованных в анализе. С другой стороны, урбанизация вида снижает уязвимость к островному эффекту и зависимость его плотности населения от площади «островных» биотопов (по крайней мере для птиц), а инновации и/или морфофизиологическая пластичность компенсируют преобразованность биотопов, облегчая использование их нарушенных и/или изменённых аналогов (сравни с: [Dukatez et al., 2020]).

Выводы Alberti et al. [2017] независимо подтверждены анализом заселения «дикими» видами городов сравнительно с пятью прочими «рукотворными ландшафтами», выделенными в базе данных МСОП: пашней, пастбищами, плантациями, сельскими садами и деградированными бывшими лесами. Изучено закрепление в них 25988 видов из 4 классов наземных позвоночных. Межвидовые различия в склонности к урбанизации весьма велики⁶⁰, в том числе между близкими формами. Для всех заселение городов положительно связано с освоением каких-то других антропогенно изменённых местообитаний. Фауна птиц и млекопитающих «среднего города» ближе всего к фауне «традиционных с/х ландшафтов», с садами, лугами, перелесками; амфибий и рептилий — пастбищ и пашни. Т.е. условия существования там «диких» видов не уникальны, проблемы приспособления к ним в общем те же, что к другим «рукотворным ландшафтам», разница только в степени. Успешных видов

⁶⁰При таком рассмотрении осталась «невидимой» возвратная урбанизации в части регионов, меняющая на 180° «взаимоотношения» видов с местными городскими ареалами. Но этот эффект «теряется», т.к. отстаёт в скорости и числе случаев от глобальной экспансии городов, «теснящих» и «пережывающих» природные ландшафты. Немногие виды могут немедленно приспособиться к этому; происходящее отражает экоопасность развития подавляющего большинства городов, отсутствие эффективных попыток сохранять «острова» природных ландшафтов, захватываемых ростом городских ареалов, поддерживая их связность и соединённость с массивами региона [Фридман, 2018].

здесь, увы, меньшинство⁶¹: доминируют генералисты, занимающие широкий спектр местообитаний [Dukatez et al., 2018].

⁶¹Что отражает запаздывание возвратной урбанизации близких видов (отличающихся более консервативной стратегией, часто поэтому угрожаемых), её отставание от нынешних темпов экспансии городов [Фридман и др., 2016]. В большинстве из них политика и хозяйство ликвидируют шанс на урбанизацию «диких» видов, вместо того, чтобы его увеличивать. Потенции «города как заказника» (в том числе лучшего сохранения в урболандшафтах видов, оказавшихся под угрозой исчезновения в исходных биотопах) есть везде, но часто на них не обращают внимания и ликвидируют ради сиюминутных бизнес-интересов [Фридман, 2017, 2018]. Кроме ущерба биоразнообразию, это вредит горожанам, т. к. естественные экосистемы необходимы для снижения специфически городских рисков здоровью — поглощения загрязнений, пыли, оптимизации микроклимата, улучшения состояния при проблемах с душевным здоровьем или сердечно-сосудистыми заболеваниями [Sukopp, Wittig, 1998, с.144-148]. Чаще всего это следствия:

- 1) наступления застройщиков на «зелёные острова» города,
- 2) джентрификации более бедных кварталов и/или прежних промзон;
- 3) «окультуривания» городских лесов, лугов и болот.

На природных территориях города самоподдерживающиеся экосистемы нарушаются прокладкой дорожек, кошением, уборкой листвы и/или мёртвой древесины, появлением спортивных сооружений, точек питания, мест массового отдыха и пр. [Pugh et al., 2012; Flade, 2012; Lev et al., 2020]. Так, сравнением авифаун Берлина и Сиэтла показано, как отношение населения к птицам (и его следствие — городская политика) значимо изменяет «шансы» урбанизации «диких» видов, облегчая или затрудняя её [Clucas, Marzluff, 2012].

Глава 2

Урбанизация — не domestикация

Резюме

Показана контрпродуктивность модели domestикации (дестабилизирующего отбора по Д.К.Беляеву) для понимания урбанизации «диких» видов птиц и млекопитающих, основанного на ложной аналогии. Отчасти сходный результат в том и другом случае достигнут изменениями противоположного характера в жизненной стратегии, поведении, когнитивных особенностях, отношении к человеку и пр. аспектах «естественной истории». «Гены индивидуальности» *DRD4* и *SERT*, при урбанизации находящиеся под позитивным отбором, не участвуют в domestикационных изменениях генома.

Урбанизация движется отбором, который с поправкой можно назвать стабилизирующим⁶². Нельзя сказать, что он облигатно связан с гомеостазом организма; однако тем не менее он закрепляет изменения популяционной системы вида, идущие на территории города под «давлением» на особей среднего стресса, рождённого нестабильностью и изменчивостью «кружева» местообитаний. По мере успеха процесса ареалы «городских» популяций расширяются на все меньшие, более изменённые и менее стабильные биотопы, т.е. вид осваивает новые ниши в ранее недоступных участках урбандиафра. Напротив, domestикация — продукт движущего отбора, смещающего уровень загомеостатированности организма в ходе приспособления не популяционной структуры вида, а однородных скоплений одомашниваемых особей к совершенно иному стрессору (страху перед человеком и созданным им искусственным окружением) и в совершенно иных условиях (при ограничении особям практически всех возможностей выбора или их полном отсутствии).

Таким образом, единственный общий элемент domestикации и урбанизации — стресс, но стратегии совладания, которые могут ему противопоставить животные, совершенно различны. В domestикации особь остаётся один на один со стрессором, своим страхом, она ограничена в использовании разнообразия поведенческих признаков так, что главный объект отбора — сам страх или способность его перетерпеть. При урбанизации особь не «рассчитывает на себя»: главной оказывается способность применить всё разнообразие поведенческих признаков к здесь и сейчас наличной гетерогенности окружения: от биотопического до социального.

В конечном итоге изменчивость растёт в обоих случаях: при domestикации за счёт плейотропных эффектов изменения гомеостаза организма, сокращение же свободы выбора одновременно снижает изменчивость его поведения. Вторая составляющая вычитается из первой, почему здесь в пределе эволюция останавливает экспансию. При урбанизации это происходит из-за локально-обстановочной комбинаторики признаков, что невозможно без роста способностей к выбору: обе составляющие дают сумму и эволюция идёт вместе с экспансией.

⁶²Иван Иванович Шмальгаузен [1983] дал два разных определения стабилизирующего отбора — по одному это отбор на сужение «колокола» кривой изменчивости, по другому — на усиление гомеостаза. Первое без второго возможно, отсюда последующие оговорки и для дестабилизации.

2.1. Сходства, вводящие в заблуждение

Когда в руках у тебя молоток, любая проблема кажется гвоздём. Что и случилось с концепцией доместикации Д.К.Беляева [1983]. Она объясняет каскад морфологических, гормональных и поведенческих изменений, идущих у одомашнированных видов млекопитающих, создавших их характерные (и больше того, гомологические) отличия от диких родичей или предков [Трут, 2007, 2008]. При этом под отбором оказываются пулы генов, сильно пересекающихся у этих видов и человека⁶³ [Theofanopoulou et al., 2017]. Однотипные изменения фиксируются также у кур *Gallus gallus* [Agnvall et al., 2015].

Этот процесс «запускается» и без воздействия человека, одним лишь исчезновением обычных опасностей. Скажем, у домовых мышей *Mus musculus*, изолированных в амбаре от хищников, за 2002-2016 гг. появились типичные одомашнивающие изменения — пегости, укорочение лицевой части черепа, уменьшение абсолютных и относительных длин головы и тела [Geiger et al., 2018]. Авторы полагают, что, отлавливая и измеряя мышей, непроизвольно осуществили отбор. Из-за данного беспокойства антропофобные мыши рассеивались из амбара, там остались и размножались лишь самые ручные, а его недоступность для хищников усиливала эффект. Неконтролируемые генетические процессы, подобные этому, обычны в искусственно разводимых популяциях [Артамонова, Махров, 2006]. Правда, не были исключены альтернативные объяснения происходящего: их предшествующая синантропизация. Мыши были комменсалами уже при заселении Европы, в том числе менее агрессивными к сородичам, с ослабленной регуляцией «запуска» тревожно-оборонительных реакций, как и одомашнированные виды. Происходящее также можно объяснить дрейфом генов, а преобразования черепа — сменой состава корма сравнительно с популяцией-источником (на просыпавшееся зерно и фураж [Geiger et al., 2018]).

Наконец, по А.С.Уилкинсу [2017] синдром дестабилизации — побочное следствие попадания под отбор (в данном случае по поведению) генов, связанных с формированием нервного гребня. Влияние отбора на морфологию здесь распространяется по коррелятивным связям эмбриогенеза. Отсюда любой отбор по генам-центральному регуляторам эмбриогенеза или гормональных систем организма будет или стабилизирующим, или дестабилизирующим. Синдром же дестабилизации и гомологические ряды (ГР) по нему — отражение таких

⁶³Это наиболее веский довод в пользу модели «самоодомашнивания» *Homo sapiens* в ходе антропогенеза как способа объяснить его биологические отличия от антропоидов [Franciscus et al., 2013; Cieri et al., 2014].

коррелятивных связей или хотя бы самого факта их наличия [Колчанов, Суслов, 2006; Гунбин и др., 2007]. Так, дестабилизация фенотипа тлей в опытах по пересадке с филогенетически знакомого кормового растения на незнакомое [Шапошников, 1966] точно не связана с реакцией на человека, как и дестабилизированное состояние фенотипа у современных филумов земноводных [Вершинин, 2017; Вершинин и др., 2018], выявляемое даже палеонтологически. Вообще, земноводные геологически долгое время живут под дестабилизацией, что связано с их жизненным циклом с водной личинкой и обитанием взрослых в экотонах [Огурцов, 2006; van Boschlaer et al., 2010⁶⁴], а не с пограничным водо-воздушным метаболизмом, чьё развитие у воздуходышащих рыб и черепах-триониксов к дестабилизации отнюдь не ведёт [см. главу 2.10].

Следовательно, «доместикацией» объясняют многие внешне сходные с ней явления, без специальной проверки, допустимо ли это, гомологичны отмеченные изменения (экологические или микроэволюционные) идущим при одомашнивании или нет? Возможно ведь чисто поверхностное (иконическое по Х.Э.Стрикленду, глава 2.10) сходство, которое, при нынешней популярности доместикации как объяснения всего и вся, родит ложную аналогию. Известный этолог Берндт Хейнрих [1994] писал, что вороны воспринимают окружающий мир не как абсолют, но как отклонение от уже принятого, служащего эталоном для сравнения. Люди также «пляшут от печки», действуя под влиянием прайминга и выбирая социальное сравнение вместо непосредственной оценки ситуации [Аронсон и др., 2008]. Существенные различия между явлениями обычно «невидимы» на первом шаге анализа, но уже на втором требуют разделения сходного: от нас, как и антропоидов, это требует больших интеллектуальных усилий, чем обобщение внешне различного [Мешкова, Федорович, 1996; Зорина, Смирнова, 2006].

Задачи данной главы:

а) показав невозможность подобного переноса, очертить существенные отличия урбанизации «диких» видов от доместикации домашних, вместе с различием стрессоров, к которым приспособляются.

В первом случае это самые общие и существенные характеристики урбосреды — экстремальный уровень гетерогенности, нестабильности и изменчивости городского ландшафта сравнительно с всяким иным (в том числе с прочими «рукотворными», а тем более природными). Он требует от «городских» птиц то и дело «брать разномасштабные поправки» на обстановки: быстро менять места гнездования, микростации кормления, кормовые методы и др. вслед за изменением среды обитания, местными и

⁶⁴См. также «Озёрная лягушка сильно выросла»,

<http://www.socialcompas.com/2019/07/04/ozernaya-lyagushka-silno-vyroslo/>

общегородскими, с развитием способности их прогнозировать, жить, постоянно «прыгая с льдины на льдину» в противоположность устойчивости существования в «сельских» или «лесных» популяциях [Фридман, Ерёмкин, 2009, с.30-35, табл.3; Sprau, Dingemanse, 2017; Isaksson et al., 2018]. Во втором — просто смена реакции на людей, технику, уход за животным с тревожно-оборонительной на дружелюбно-интересующую, восприятие их как части окружения и партнёра по взаимодействию, а не опасности. На этом возможность выбора здесь и заканчивается;

б) рассмотреть множественные следствия этих различий для биологии «городских» популяций сравнительно с domesticiрованными, на их основе предложить эволюционный сценарий урбанизации «диких» видов, объясняющий как различия, так и сходства с domestикацией *на одном основании*.

2.2. Урбанизация как приспособление и формообразование

«Давление» урболандшафтов, меняющее местообитания — главный «двигатель» эволюции современных видов, от сосудистых растений и беспозвоночных до птиц и млекопитающих, города — самая значимая «арена» микроэволюционных процессов, причём протекающих быстрее всего, почему привлекает особенное внимание [Alberti et al., 2017; Johnston, Munshi-South, 2017; Miranda, 2017; Beans, 2019; Liker, 2020]. Урбанизация «диких» видов биоты требует наиболее общего объяснения. «Доместикация» часто используется в этом качестве, из-за успешного применения к внешне сходным явлениям [Evans et al., 2010; Møller, 2008, 2010ab, 2014; Alberti et al., 2017] и вхождения в моду истории «ручных русских лисиц» у образованной публики на Западе [Хейр, Вудс, 2014; Дугаткин, Трут, 2019].

Увы, даже объяснить получается плохо, с массой огрехов методологического плана, когда популярному объяснению соответствуют далеко не все относящиеся к делу данные, но «неудобные» опускаются или отбрасываются. Про прогноз перспектив урбанизации данных видов птиц в данном урбанизированном регионе, их возможности, скорости, межвидовых различий того и другого и говорить не стоит — с этим вовсе никак [Evans et al., 2010, 2011]. Как это описано в детективе Гарднера: «Факты, — сухо сказал Дрейк, — вроде обрывков картин-головоломки. Мне платят за то, что я их нахожу, тебе — за то, что ты их складываешь вместе. Если они окажутся не от той картин-головоломки, ты всегда сможешь засунуть ненужные туда, где их никто не найдет» («Дело о коте привратника»).

Дрейк — сыщик, добывающий информацию, Мейсон — адвокат, строящий из её «кусочков» теории, которые должны выдержать прокурорскую критику и убедить присяжных. Дальше мы «соберём» эволюционный сценарий урбанизации по историям «отношений» разных видов птиц и разных городских ареалов, как собирают паззл, ничего не выбрасывая и не опуская.

Урбанизация «диких» видов всегда адаптивна. Даже на первой стадии, когда «городских» вселенцев немного и их группировки «держатся» лишь «подтоком» извне [Лыков, 2009; Лыков и др., 2009; Фридман, Ерёмкин, 2009, с.9, 72-73, табл.2; Evans et al., 2010, 2011; Фридман, Суслов, 2018], их существование «расширяет» видовую нишу на ещё один новый, исторически нетипичный ландшафт. Лабелизируются пространственно-этологическая структура поселений и жизненная стратегия особей⁶⁵: их социальные связи, привязанность к территории и биотопу

а) делаются всё изменчивей, при

б) всё большей зависимости силы связи от «качества» локальной среды и всё меньшей инерционности связей (т. е. слабеет и в конце концов исчезает зависимость от состава соседей при прошлом размножении, от территории и биотопа, существующая — и существенная! — во всех внегородских популяциях);

в) всё более лёгком «переключении» этих связей в зависимости от контекста, включая разрыв с прежним окружением и перемещение в другое место [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016].

Следствия этого:

1) Более долгая жизнь «городских» особей, большие «дробность» распределения репродуктивного потенциала между попытками размножения и вероятность «отказа» от размножения при неподходящих условиях [Miranda, 2017; Sepp et al., 2018; Sayol et al., 2020];

2) жизненный цикл городских популяций меняется в сторону «более К», тогда как исходные — «более r»⁶⁶» [Lowty et al., 2013; Sol et al., 2016,

⁶⁵Они обе — как бы «отпечаток» отношений, образующих эту структуру — социальных, территориальных и биотопических связей, — в перемещениях и взаимодействиях особей. См. подробнее главу 4 и [Фридман и др., 2016].

⁶⁶Хотя наиболее лабильные виды (названные удачно «виды-выскочки»), первыми осваивающие города, быстрее размножаются (сравнительно с близкими видами-специалистами), и наоборот — из этих последних легче урбанизируются обладающие большим размером кладки и выводка, т. е. «более r» [Фридман и др., 2016; Фридман, Суслов, 2018]. Так возникают исключения из общего правила, что в каждой попытке размножения городские особи «концентрируются» на качестве слётков, обеспечивая их большим объёмом более эффективной заботы родителей, тогда как в исходных популяциях — на их количестве (лысуха, см. [Minias, 2016]).

2018; Sayol et al., 2016], если использовать популярную в эволюционной экологии дихотомию «Г-» и «К-видов» (или «-отбора»);

3) Репродуктивный выход «городских» популяций значимо возрастает даже у крупных видов, чувствительных к изменениям местообитаний, вроде совиного лягушкорота *Podargus striatus* в пригородах Мельбурна [Weaving et al., 2016], хохлатой желны *Dryocopus pileatus* — Сизтла [Tomasevic, Marzluff, 2018, 2020], перепелятника Купера *Accipiter cooperi* — Альбукерке [Milsap, 2017] и пр. Так, радиопрослеживание 20 хохлатых жёлн *Dryocopus pileatus* в 9 районах Сизтла с разной степенью урбанизации (осталось от 5% до 95% прежнего лесного покрова) показывает возможность их постоянного обитания и успешного гнездования при сохранении всего лишь 20% прежнего лесного покрова, но обязательно с крупными мёртвыми деревьями, используемыми для гнездования и ночлега резидентов. Даже в таких условиях самые крупные дятлы США не «жмутся» в оставшихся лесных «островах». Используя их как «базу операций», они чем дальше, тем больше разными способами осваивают селитебную зону: выходят в жилые кварталы, где имеются лишь куртины деревьев, там пользуются кормушками и др. [Tomasevic, Marzluff, 2018, 2020]. Получаем некий аналог миграций рыб (нерестовых в предковый биотоп, нагульных — во вновь освоенный, вроде Черного моря), только меньшего масштаба, возникший за сроки, меньшие на порядок, и более гибкий: предковый биотоп используется и для размножения, и как рефугиум для отдыха.

«Выигрыш» лысух от освоения Лодзи — в улучшении физического состояния: масса птиц (с поправкой на размер) и содержание гемоглобина растут от пригородов к центру. Также снижается гибель гнёзд, вероятность вылупления хотя бы одного птенца у «городских» лысух выше на 29-33%, при 4кратной разнице репродуктивного выхода с пригородами. В отличие от большинства исследований, не отмечено разницы в выживаемости, связанной с урбанизацией [Minias, 2016].

Рост репродуктивного выхода показан Б.Д. Курановым [1986] для садовой камышёвки *Acrocephalus dumetorum* в парках г.Томска: доля успешных гнёзд в городе 72.9%, слётков на успешную попытку размножения — 5.09 ± 0.14 vs 63.8% успешных гнёзд, 4.41 ± 0.16 слётка на успешную попытку размножения в пригороде. На 10-20% увеличен репродуктивный выход в популяциях у птиц-дуплогнездников Томска и Северска: горихвостки-лысушки *Phoenicurus phoenicurus*, большой синицы, скворца. Это достигнуто за счёт значимо большей успешности выкармливания и насиживания (все виды, кроме пеструшки), даже при меньшей кладке «городских» птиц (большая синица и пеструшка). Однако у «городских» горихвосток вырос и размер кладки [Куранов, 2009, табл.2].

Рост подвижности 3-х типов связей, формирующих пространственно-этологическую структуру популяции — социальных, биотопических, территориальных — снижает риск исчезновения вида из города вследствие негативных изменений «кружева» местообитаний [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.3]. Или из региона — вследствие центробежного распространения данных изменений урбанизацией, и подъёма динамических популяций [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018, разд.6]. Поэтому первый «выигрыш» от урбанизации (и шире, от появления динамических популяций в разных типах «рукотворных ландшафтов») — рост резистентности к средовым изменениям, исходно неблагоприятным, а то и непереносимым, в пределе — обращение их во благо: заселение биотопов, первоначально избегаемых, сперва лишь для нагула, потом и для размножения, с достижением там большей численности, чем в «видотипичных» [Фридман, Сулов, 2018; Dukatez et al., 2020]. Второй — репродуктивный выход городских популяций повышается из-за их превращения в «более К-стратегов»: растёт выживаемость, среднеожидаемая продолжительность жизни (СОПЖ) индивидов удлиняется «в обмен» на значимо меньшее понижение величины кладки и выводка⁶⁷, на рост доли неразмножающихся птиц («подвижный резерв»). См. [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.5; мета-анализы Chamberlain et al., 2009; Vincze et al., 2017; Sepp et al., 2018, table 1; Kettel et al., 2018].

Важный фактор подъёма выживаемости в городах, особенно для крупных и/или охотничьих видов — запрет разряжать оружие в пределах городской черты, как и самой охоты. Чем птицы и пользуются: индивидуальное мечение 41 канадской казарки *Branta canadensis* в Чикаго (2014-2016 гг.) показало, что зимовка здесь даёт больше шансов на выживание, чем перелёт в однотипные ландшафты вокруг. Все 35 «городских» птиц выжили, из ушедших из города — лишь 48%; 70% казарок вернулись в Чикаго до начала осенней охоты и 85% ни разу не покидали его после её открытия в середине октября [Dorak et al., 2017]. Часто урбанизация видов-жертв начинается раньше, чем их хищников и специализированных конкурентов (город как «островок безопасности») что сильнее подстёгивает освоение. Впрочем, дневные хищные птицы, совы и хищные млекопитающие (лисы, койоты, разные куньи) урбанизируются не хуже прочих [Лыков, 2012; Фридман и др., 2016; Coorer et al., 2020], не говоря о таких разорителях, как белки *Sciurus vulgaris*, сони, крысы, опоссумы. Так, в парках г.Благовещенска белки всё чаще разоряют гнёзд голубых сорок *Cyanopica cyana*, подкармливаемых посетителями, из-за чего они вынуждены менять места гнездования [Дугинцов, 2018].

⁶⁷У дневных хищных птиц-специализированных орнитофагов и ещё ряда групп в городах то и другое увеличивается [Kettel et al., 2018].

Третий выигрыш — климатический: более мягкие зимы, обусловленные городским «островом тепла», и растительностью, смягчающей негативное воздействие летних «волн жары» на рост птенцов (сравнительно с «лесными» популяциями, данные по большим синицам *Parus major* [Pipoly et al., 2020]). Зимняя подкормка также вела к более раннему размножению и увеличивала репродуктивный успех на участках, где она велась, хотя её и прекращали за 6 недель до начала репродукции [Robb et al., 2008]. Ещё более значимо расширение кормовой базы фито- и энтомофагов из-за увеличения продуктивности при умеренном нарушении природных сообществ [Жигарев, 2004, 2007; Фридман, 2018].

В «городских» популяциях выше доля взрослых и опытных птиц в сравнении с первогодками, что способствует выработке инноваций⁶⁸, распространению их путём социального обучения там, где это возможно, и более раннему гнездованию как у коротко-, так и долгоживущих видов [Lowry et al., 2013; Sepp et al., 2018]. В городах оно дополнительно обеспечено более ранним ходом весны, часто также более ранним пиком обилия голых гусениц [Chamberlain et al., 2009; Deviche, Davies, 2014; Isaksson et al., 2017], эффект этих двух факторов суммируется. Так, наблюдения 2011-2015 гг. показывают, что урбанизированные перепелятники Купера вытесняют «сельских» в с.-в. Альбукерке (штат Нью-Мексико). Отслеживая вновь вылетевших самок с радиопередатчиками, обнаружили а) региональные популяции сами по себе размножались достаточно успешно, но б) «городские» особи вытесняли их с гнездовых участков, в том числе потому что были зимующими, в) экспансия колонистов из города в 30 раз превышала обратный поток. Что говорит об исключительной успешности городской

⁶⁸Не везде. У барбадосских снегирёвых овсянок *Loxigilla barbadensis* с 2000-х отмечена поведенческая инновация: таскать из летнего кафе при отеле плоские пакетики с сахаром, и в безопасном месте, среди кустарника, класть на субстрат, чтобы вскрыть с плоской стороны, и затем поедать сахар из дырки. Она появилась именно в том отеле, где эти пакетики подавали на открытом воздухе; больше того, птицы отвергали пакеты другого цвета, которые не могли видеть в данном отеле. К 2012 г. она распространилась не далее чем на 200 м., в два соседних отеля. В четвёртом отеле (1,2 км от первого) навык возник независимо, местные птицы предпочитали бурые пакетики, подававшиеся именно там. Интересно, что американские цветочницы *Coereba flaveola* вокруг тех же отелей стали следовать за овсянками, доедать сахар из рваных пакетиков, чего не делали в прочих отелях, хотя вообще активно интересуются пищей антропогенного происхождения. Сами они открывать их даже не пробовали. В 2010-х гг. эта же инновация встречена у двух самцов антильской снегирёвой овсянки *Loxigilla noctis* на о.Сент-Люсия, в 145 км, явно возникнув независимо [Dukatez et al., 2013]. Открывание сахарных пакетов в кафе (также с жёстким предпочтением исходного цвета) позднее описано у домовых воробьёв *Passer domesticus* в г.Гамильтон, и других городах Новой Зеландии [Davy, 2019]; черношапочной манорины *Manorina melanoccephala* [Delgado, Correa, 2015]; синеухого медососа *Entomyzon cyanotis* в Hunter Valley, Новый Южный Уэльс, и независимо в 1200 км в Йеррооп, Квинсленд. В последнем случае их ещё и размачивают у уреза воды, чтобы легче открыть [Dukatez, DeVore, 2018].

популяции: иначе она была бы не "источником", а "стоком". Успех «городских» особей также поддерживается массовым кормом, отсутствующим вовне — размножившимися с 1980-х гг. белокрылыми горлицами *Zenaida asiatica*. Их многочисленность позволяет ястребам зимовать, т. е. гнездиться раньше, а, значит, успешней [Milsap, 2017]. См. также данные по ястребам, освоившим города разных континентов: чёрно-белому *A.melanoleucos* в Кейптауне, хохлатому *A.trivirgatus* в Тайчунге (центральный Тайвань), перепелятнику *A.nisus* в Люблине, Лодзи, других польских городах [Biaduń, 2006; Janiszewski et al., 2012; Lin et al., 2015; Suri et al., 2017].

Четвёртый «выигрыш» — устойчивость к островному эффекту, тем более губительному для исходных популяций, чем консервативней их жизненная стратегия. Все «выигрыши» тем крупнее, чем дальше продвинулась урбанизация вида и в более гемемеробные ландшафты он расселился [Фридман, Ерёмкин. 2009; Лыков, 2009; Лыков и др., 2009]. Т.е. урбанизация увеличивает приспособленность как собственно «городских» особей (обитающих прямо в застройке), так и тех, что «держатся города», но эксплуатируют исходные биотопы. Действительно, первые поселения вида в городе концентрируют в основном птиц «подвижного резерва», проигрывающих конкуренцию за территорию и партнёра (англ. *floaters*, [Winker, 1998]). Особенно молодых: ювенильная социальность способствует приживанию, а городской «остров» тепла, подходящие биотопы, доступность корма обеспечивают зимовку, стимулируя переход ко всё большей оседлости. Последняя — важный драйвер урбанизации перелётных видов [Баник, 2012; Фридман и др., 2016].

В исходных популяциях они оттеснены в «худшие» местообитания — сильней трансформированные, с большей средовой стохастичностью и пр. [Penteriani et al., 2011; Lenda et al., 2012]. По тем же причинам они «выигрывают» в городе, где доминируют подобные биотопы, но с более мягким климатом, при лучшей ресурсной базе и пр. Действительно, у больших синиц и лазоревек молодые инновативнее, у них более вероятно социальное обучение, обеспечивающее «культурную передачу» новых навыков (англ. *cultural transmission*). Всё это хорошо согласуется с гипотезой, что данные потенциально затратные формы поведения реализуются у птиц, чей текущий статус неудовлетворителен. Так, у больших синиц проблемные задачи лучше решают особи, проигрывающие конкуренцию на местах кормления, т. е. низкоранговые члены стай, у лазоревек в экспериментальной ситуации подчинённые более склонны к воспроизведению нового навыка [Aplin et al., 2013, 2015; Lefebvre, Aplin, 2017]. У грызунов самые инновативные — среднеранговые зверьки, большинство сообщества: за счёт поведенческих изменений они «уходят»

от агрессии доминантов, получая сравнимую с ними свободу передвижения, исследования, кормления и пр. [Мешкова, Федорович, 1996, с.78-86]

Действительно, первые поселения в урболандшафте созданы преимущественно «худшими» особями региональных популяций [Фридман, Ерёмкин, 2009, с.47-53]. Это легко объясняет общий «сдвиг» жизненной стратегии при урбанизации — большой вклад в самосохранение для будущего размножения в лучших условиях, активный их поиск, уменьшенный вклад в репродукцию «здесь и сейчас» [Sol et al., 2018; Sepp et al., 2018]. Всё это в «природных» популяциях свойственно особям, проигрывающим конкуренцию: уязвимые к социальному стрессу, они более устойчивы к средовому, отчасти даже выигрывают от него⁶⁹ [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд.П.4-6]. Судьба птиц из «резерва» там незавидна: большие риск гибели и уровень стресса, худшее физическое состояние и минимальные шансы на размножение. Какая-то их реализация возможна с занятием освободившихся «вакансий» владельцев территорий и/или их брачных партнёров, но и здесь преимущество у резидентов [Penteriani et al., 2011; Lenda et al., 2012]. В основном они гибнут, не реализовав репродуктивный потенциал, за одним исключением попадания во временные высокопродуктивные биотопы, ещё не заселённые данным видом, ибо возникли недавно. Подтоки нерезидентов уменьшают риск

⁶⁹В этом плане интересно сравнить «городские» популяции птиц с вавилонскими центрами происхождения культурных растений (ВЦ), приуроченными к ороженным ландшафтам и вавилонской же моделью повышения разнообразия фонда окультуривания растений через хозяйственное использование видов, заселяющих земли, бросовые для базовых форм и режимов хозяйствования (см. главу 2.10). Городские популяции созданы преимущественно носителями генотипов и/или жизненных стратегий, проигрывающих в исходных местообитаниях вида. То же видим и в популяциях ороженных ландшафтов: при высоком разнообразии генов большинство составленных из них генотипов проигрывают тем, что присутствуют в популяциях плакоров и других филум-типичных ландшафтов.

Обитатели бросовых земель исходно экономически неперспективны: человек не трудится, их возделывая, о них вспоминают лишь при неурожае базовых культур или угрозе голода по иной причине, когда они делаются последним запасом. Только со временем, осознав эту функцию и отточив агротехнику, люди начинают выращивать также и их. В этом плане интересно было бы сравнить основные виды региональных биот по способности заселять горы: кавказские зубры существовали, но бизоны освоили только равнинные леса. При этом городские популяции, и популяции ороженных ландшафтов, и популяции бросовых земель равно находятся как под давлением полифакторного отбора, так и под дамокловым мечом высокой вероятности гибели своих небольших парцелл по случайным причинам.

Это разительно отличает и урболандшафты, и ВЦ от таких «заповедников» архаического и реликтового биотического разнообразия, как субтропики, полярные ландшафты, содовые озера и абиссаль. Там отбор моно- или олигофакторен: основной вклад вносит какой-то один фактор или группа факторов, зато вклады остальных резко ослаблены (глава 2.10). Под прикрытием этого фактора (например, изменения климата) эти биоты и расширяют ареал, что совершенно не соответствует обратному расселению «городского» перепелятника Купера в сельскую местность.

вымирания «островных» поселений от случайных причин [Robbles, Cludad, 2017, 2018].

Размножение там идёт интенсивно, однако в природных ландшафтах находка подобных участков — событие редкое, непредсказуемое для птиц из «резерва»; случайный риск здесь неприемлем, так как крайне опасен. Переселения же резидентов всегда направленные и происходят по линиям регулярных «исследовательских выходов» особей за пределы участка, с участием «дистанционного наведения» сигнальным полем «принимающих» группировок [Фридман, 2016], но закрепление там данных особей маловероятно.

Урбанизация решает эту проблему. «Метаболизм» и рост городов «производят» всё больше таких участков, на большей площади *etc.* Рождается и градиент изменённости местобитаний, целенаправленно «наводящий» на них птиц из «подвижного резерва», тогда как способы «наведения», доминирующие в исходных популяциях (направляющими линиями ландшафта и сигнальным полем группировок) в урбосреде максимально затруднены, практически ликвидированы [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018]. «Движение» птиц-потенциальных урбанистов по городскому градиенту «вверх», в сторону больших уровней среднего стресса продолжается и на территории собственно города, до завершения урбанизации вида. Благодаря ему в новых условиях «экспонируется» значительная часть особей исходной популяции, тем более вынужденных пересекать урболандшафт при внутренних перемещениях (а не только генералисты, как часто считается [Sol et al., 2016; Sayol et al., 2016]). Их поселение в городах «убивает двух зайцев»: повышает приспособленность как ранее «худших» особей, так и среднюю по популяции.

Что повторяется в каждом случае урбанизации: у сороки *Pica pica* в разных городах Палеарктики, от Дании и Франции до Приамурья [Лыков, 2017, табл.1]; вяхиры *Columba palumbus* в Калининграде; в Бресте и других городах Белоруссии⁷⁰; во Львове и других городах Галиции

⁷⁰Появление популяций вяхирей в Минске и Гомеле В.В. Сахвон [2016] интерпретирует как «расселение городских рас», воспроизводя трактовку Людвиг Томяловича 1976 г. [Tomialojc, 1976]. Однако карта мест гнездования в Минске 2012-2013 гг. и 2016-2017 гг. показывает, что сперва заселялись преимущественно лесопарки, и лишь позже, на фоне увеличения численности, вяхирь освоил застройку [Sakhvon, Köver, 2020, fig.2]. В начале проникновения вида в Гомель отдельные пары гнездились в окраинных лесопарках: поздней его численность выросла, он занял «зелёные острова» поменьше, загнезвился в насаждениях вокруг низкоэтажной застройки, но не собственно в центре города. Заселение городов вдоль E-R градиента, от окраинных лесопарков к центру с многоэтажной застройкой — важнейший довод «за» урбанизацию местных птиц и против «расселения городских рас» [Sakhvon, Köver, 2020].

С первой моделью хорошо согласуется заселение разных городов более западных Брестской и Гродненской областей, где, как и в Польше, более развита низовая урбанизация. Восточней ландшафт поляризованней, сильнее контраст растущих городских центров и

[Фридман, Ерёмкин, 2009]; в городах Финляндии [Fey et al., 2015]; чёрного дрозда *Turdus merula* в разных городах Европы; лысухи в Лодзи, Калининграде, Берлине; камышницы *Gallinula chloropus* в Москве, Берлине, Калининграде [Otto, Witt, 2002; Березовиков, Таболина, 2014; Лыков, 2015] и т.д. «Истории урбанизации» однотипны у экологически разных видов, не родственных между собой [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.2; Evans et al., 2010; Lowty et al., 2013; Фридман и др., 2016].

От урбанизации «выигрывает» и вид как целое. Благодаря ей «нашлась» новая ниша для особей, раньше лишь увеличивавших груз элиминации (=снижавших приспособляемость популяции согласно дилемме Холдейна, [Suslov, 2013]); расширился спектр местообитаний, т.е. повысились шансы на «попадание» родившихся там особей разного «качества» (с разной индивидуальностью, жизненными стратегиями и пр.) в участки с условиями существования, наиболее подходящими именно им. Что достигается направленными переселениями птиц из «подвижного резерва» популяции между поселениями, существующими на разных участках этого спектра [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016].

2.3. Становление городской популяции — «сортировка» вместо отбора

Это так называемая «сортировка» особей разного «качества»⁷¹ между более или менее подходящими им участками местообитаний, где формируется пространственный градиент(-ы) средовых изменений⁷². Переселенцы — в основном птицы из «резерва», с преобладанием молодых и небольшой, но значимой долей взрослых, успешно размножавшихся на прежних территориях. Сперва её выявили вне городских ареалов, в двух независимых популяциях большой синицы: на о.Вилиланд (Западно-Фризские о-ва, Северное море) и в лесу Витам в окрестностях Оксфорда [Postma, van Noordwijk, 2005, 2005; Garant et al.,

малонарушенной природной периферии региона (появляются так называемые «зелёные изгородь регионов», описанные Б.Б.Родоманом [2006]), трансформация лесных ландшафтов идёт центробежно. Здесь вяхирь сперва поселяется в крупных городах. Также как в малых и средних городах региона, вид поначалу гнездится в периферийных лесопарках и/или на кладбищах с обильной древесной растительностью, и лишь позже проникает центральнее (г.Печоры, [Бардин, 2014]; г.Мелитополь, [Кошелев и др., 2019]; г.Тула [Самойлова, Аралов, 2021]). По той же причине в Финляндии он селится в основном в крупных городах [Fey et al., 2015].

⁷¹В смысле с потенциями формирования разного поведения и экологических предпочтений, чаще всего задаваемых одной из двух или нескольких альтернатив, существующих в популяции как жизненные стратегии или более ситуативные (менее долговременные) модели поведения.

⁷²См. подробнее «Сортировка» вместо отбора в контексте урбанизации вида», <http://www.socialcompas.com/2021/06/14/sortirovka-vmesto-otbora-v-kontekste-urbanizatsii-vida/>

2005]. В обоих птицы гнездились в дуплянках с постоянным расположением и были под наблюдением много лет (1975-1995 гг. и 1965-2000 гг.⁷³).

Расселение особей разных генотипов в обоих местах идёт не случайно, но противоположно направленно и зависит от фенотипа, обеспечивая устойчивые различия между соседними группировками⁷⁴. Это контринтуитивно — обычно считается, что расселение их нивелирует, а создаёт лишь отбор на приспособление к разной среде обитания. «Западное» и «восточное» поселения на о.Влиланд различаются по размеру кладки (в первом в среднем на 1,15 птенца больше, около 40% изменчивости величины кладки создано генетической составляющей). Первое привлекательней второго: включает 43% vs 13% иммигрантов. Последние и несут гены, ответственные за больший размер кладки, хотя это не адаптивно: условия острова таковы, что при выращивании потомства «лучше меньше (яиц), да лучше» (кормить вылупившихся птенцов, чтобы к вылету набрали больший вес, повышая тем самым шансы на выживание в самый опасный первый год жизни) [Postma, van Noordwijk, 2005].

В лесу Витам «северная» группировка синиц стала значимо отличаться от «восточной» по другому параметру, влияющему на приспособленность — весу слётков, покидающих гнездо. В первой за годы наблюдений вес не менялся, во второй сильно уменьшился, доля иммигрантов в обоих — около половины. Рост разницы в весе (ставшей значимой) создан направленной (а не случайной) дисперсией молодых. В обоих поселениях она зависит от веса, более тяжёлые движутся больше на север, лёгкие — на восток массива, что фиксировали даже внутри одного выводка [Garant et al., 2005]. Авторы объясняют это вдвое большей плотностью «восточного» поселения, что ухудшает условия выкармливания. Там концентрируются особи с худшими «шансами» на выживание, т.е. больше «вкладываемые» в каждое отдельное размножение, «более г-стратегии» относительно всей популяции. Действительно, доля самок в потомстве «восточных» птиц значимо выше, чем у «северных» (51:75 и 73:73, $\chi^2 = 7,47$; $P < 0,01$), а выживаемость птенцов ниже [Shapiro et al., 2006].

⁷³Вообще синиц леса Витам непрерывно исследовали с 1947 г. (!), но с 1965 г. расположение дуплянок стало постоянным.

⁷⁴Находящимися на расстоянии 1-3 км, несколько большем дистанции расселения молодняка и переселения взрослых между группировками у этого вида (в среднем 528 м для самцов и 788 — самок). 61% взрослых резидентов переселяются на дистанцию <100 м от мест гнездования в прошлом году, 87% — <200 м и 94% — <300 м [Postma, van Noordwijk, 2005; Garroway et al., 2013]. Везде они разделены лесом, в котором обитают те же синицы.

Позже в лесу Витам отметили генетические различия между группировками синиц по однонуклеотидным полиморфизмам (SNP), влияющим на приспособленность. В 2008-2009 гг. большинство местных птиц (1174) были генотипированы по 4701 локусу SNP. Изучена неслучайность распределения разных генотипов в пространстве с использованием множественной регрессии, где она была откликом, а фактором — четыре средовые переменные, влияющие на приспособленность: чувствительность к двум видам птичьей малярии (инфекции, вызванные *Plasmodium circumflexum* и *P. relictum*), плотность дубов в лесном массиве, высота над уровнем моря и плотность популяции.

Птицы, живущие на дистанции <700 м друг от друга, более сходны между собой, чем с прочими, на дистанции >1,5 км — больше различны, т. е. «границы» генетической дифференциации поселений согласуются с фенотипической. Анализ главных компонент показывает две клины изменений аллельных частот: с с.-з. на ю.-в. (первая ось) и с севера на юг (вторая, менее выраженная). Пространственные изменения всех средовых переменных, кроме высоты н.у.м., хорошо соответствуют разделению местных *P. major* по изученным SNP, включая различия между «северной» и «восточной» группировками [Garroway et al., 2013, fig.2]. В том числе риск заражения малярийным плазмодием *Plasmodium circumflexum* был значимо связан с распределением 21 SNP, *P. relictum* — с 7, плотность населения — с 9 [Garroway et al., 2013, fig.3].

Высокая генетическая дифференциация в лесу Витам поддерживается в условиях мощного потока генов между группировками и создана неслучайным расселением разных генотипов, как и фенотипическая, изученная ранее [Garroway et al., 2013]. Она вполне соответствует разнокачественности среды, но лишь по переменным, значимым для данного вида и местности, что означает активный выбор особями среды обитания, подходящей именно им. Это так называемое расселение, зависящее от приспособленности: птица выбирает, остаться здесь или двигаться дальше в поисках более подходящих участков сообразно пространственным градиентам средовых переменных важных именно данному генотипу (включая социальную среду, связанную с плотностью и межгодовой устойчивостью разных поселений данной местности⁷⁵). Это создаёт значительные различия частот конкретных SNP на очень небольших расстояниях [Garroway et al., 2013]. Очевидно, что в данных примерах результат — различия между поселениями по селективно важным параметрам — создан разными способами: разной

⁷⁵Этологические исследования такой «сортировки» при становлении осенне-зимней территориальности *D. major* см. «Зачем большим пёстрым дятлам всю зиму охранять территории?», <http://www.socialcompas.com/2020/04/26/zachem-bolshim-pyostrym-dyatlam-vsyu-zimu-ohranyat-territorii-2/>

точностью «наведения» птиц из «резерва» в первом и разнонаправленностью послегнездовых перемещений птиц разного «качества» во втором. Однако в обоих случаях особи разных генотипов (или разного поведения, темперамента, жизненной стратегии — всех сторон «качества», важных для выживания и отчасти детерминированных генетически) за счёт дифференциального расселения направленно достигают среды, наиболее подходящей именно им.

Обратите внимание, значимое соответствие организмов и среды здесь устанавливается «сортировкой» особей между разнотипными участками среды, не отбором: он действует позже, когда птицы размножатся на местах закрепления, и приспосабливает птиц к *выбранной ими* среде, а не создаёт (или увеличивает) различия между группировками. Хотя различия связаны с селективно-ценными признаками, «сортировка» здесь пролагает пути отбору, создавая само различие, отбор просто «закрепляет» его. Поздней «сортировка» особей разного «качества», поднимающая выше случайного уровня вероятность попадания каждой из них в наиболее предпочтительную среду обитания, показывалась для многих видов в природных и сходных с ними ландшафтах (славковые выюрки *Certhidea fusca* и *C. olivacea* [Tonniss et al., 2005]; обыкновенная канарейка *Serinus citrinella* [Senar et al., 2005]; мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca* [Camacho et al., 2013]; лазоревка [Porlier et al., 2012; García-Navas et al., 2014] и т.д.). Она также отмечена при становлении урбопопуляций тетеревики в Гамбурге [Rutz, 2008]; золотоголового дроздового певуна *Seiurus aurocapilla* в пригородах Weston, штат Массачусетс [Morimoto et al., 2012]; черноголовой гаички *Patricapillus* в Камрозе, пров. Альберта, Канада [Perkins, 2017], кроличьих сычей в г. Байя Бланка, Аргентина [Luna et al., 2020]. Во всех этих случаях она облегчается «направляющими линиями» урбанизации региона — А-Е, R-Н и т.д. градиентами, складывающимися в общий градиент изменений ландшафтов [Kristan et al., 2007; Penteriani et al., 2011; Lenda et al., 2012]. Вдоль него особи и «сортируются» между возникающей урбо- и региональной популяцией. Урбофобы и их противоположность — потенциальные урбанисты могут появиться в любой из двух. Благодаря «сортировке» те и другие с высокой вероятностью попадут в наиболее подходящую для себя среду обитания [Фридман, 2012, 2018; Фридман и др., 2016].

Эксперименты по «перекрёстному воспитанию» птенцов больших синиц из этого же леса Витам [Shapiro et al., 2006] и мухоловок-пеструшек [Camacho et al., 2016] из поселений, между которыми обнаружена «сортировка», подтвердили неслучайное попадание сортируемых в среду обитания, наиболее благоприятную именно им, и вырастание в ней их потомков. В первом исследовании смогли разделить влияния среды выращивания приёмшей и среды их происхождения друг от друга, т. е.

определить влияние генетических vs средовых различий между «северной» и «восточной» группировками на различия выросших там синиц по признакам, связанным с приспособленностью. Среди них:

а) масса, длина крыла и цевки птенцов — на 14 день жизни, когда они достигают окончательного размера;

б) индекс состояния птенцов на 14 день (рассчитан с использованием длины цевки как коварианты в анализах, включающих а) в качестве действующего фактора);

в) и г) — PC1 и PC2, первые две главные компоненты в анализе, приложенном к матрице корреляций между массой 14^{го} дня, длинами крыла и цевки.

Они «разлагают» исходную вариативность на меньшее число измерений, позволяя определить, дивергировали ли оба поселения в пространстве главных компонент. Влияния среды выращивания vs среды происхождения на фенотипы приёмшей («северное» поселение vs «восточное» в обоих случаях) сперва оценивали на объединённых выборках, зависимые от пола различия а)-г) в каждой модели устанавливали *a posteriori* [Shapiro et al., 2006]. Всего обменяли 323 птенца из 38 гнёзд, по 19 из каждой группировки, с учётом даты вылупления и величины кладки: это преимущественно потомки переселенцев и птиц из «резерва». По 76 птенцов переселили из гнёзд «северной» группировки в «восточную» и наоборот; для контроля в другие гнёзда этих же поселений переместили 96 и 75 птенцов. В первой гнездовой участки значительно больше по площади, что повлияло на результат транслокаций [Shapiro et al., 2006, fig.1]. Чтобы минимизировать влияние экстремально ранних или поздних кладок, брали только родившихся на «пике» вылупления, с 7 по 17 мая.

Массу птенцов измеряли через 3 и 14 дней после вылупления, длину крыла и цевки — на 14 день, когда они достигают окончательного размера: повторяемость измерений массы при вылете в данной популяции 0,998, прочих характеристик >0,9. Птенцов обменивали после ранжирования по массе на 3й день жизни, т. е. между средами выращивания различия по данному признаку исходно отсутствовали. 47 птенцов умерли во время выкармливания; регрессионный анализ показал больший уровень смертности в «восточной» группировке, подтвердив худшее «качество» её местообитаний, хотя различия и не значимы. Смертность птенцов зависела лишь от среды выращивания, но не источника происхождения [Shapiro et al., 2006]. Львиная доля различий между поселениями по а)-г) детерминирована средой (при чёткой отрицательной связи с плотностью), однако часть вариации б)-г) — генетически. Показано влияние только среды выращивания на массу

птенцов⁷⁶: синицы, росшие в «северном» поселении, тяжелей, чем в «восточном» на $0,92 \text{ г.} \pm 0,31\text{SE}$, у них же индекс состояния выше на $0,89 \text{ г.} \pm 0,28\text{SE}$. Происхождение не влияло на массу, даже если «северные» по рождению птенцы были исходно крупнее «восточных», но сильно влияло на б): первые относительно тяжелей, чем вторые (на $0,23 \text{ г} \pm 0,11 \text{ SE}$). Также значимы пол птенца и масса на 3^й день: самки к 14 дням набирали вес быстрее самцов [Shapiro et al., 2006, fig.2, table 1]. Далее выяснилось, что б) зависит также от взаимодействия «происхождения» птенцов и их массы на 3^й день с полом. Самки существенно различались между биотопами, самцы были более сходны [Shapiro et al., 2006, fig.3b].

PC1 отражала варьирование в размере приёмшей: координаты всех промеров по ней положительны: длина крыла — 0,557, цевки — 0,520 и массы тела на 14й день — 0,648, она объясняет 60,4% изменчивости. PC2 отражала варьирование их внешнего облика, за счёт изменений двух промеров: длины цевки (+0,759) и длины крыла (-0,649) (25,4%). PC1 детерминирована местом выращивания, при незначимости происхождения, тогда как PC2 — наоборот. «Восточные» по рождению птенцы к 14 дню обладают более длинной цевкой, но короткими крыльями, «северные» — наоборот, независимо от среды выращивания. Половой диморфизм по соотношению этих характеристик более выражен у вторых [Shapiro et al., 2006, table 1, fig.2, 3].

Следовательно, существующие различия между группировками по одним признакам в основном детерминированы генетически, по другим — средой, по третьим и тем и другим. Однако взаимодействия генов и среды не найдено ни для одного из признаков, отличающих потомство данных двух поселений друг от друга. Авторы заключают, что, хотя качество среды может сильно меняться на небольших расстояниях, значимая часть различий между поселениями создана неслучайным переселением птиц между ними, а не отбором, приспособляющим уже прибывших резидентов к «лучшей» или «худшей» среде обитания, где одни генотипы выигрывают в «северной», другие в «восточной» группировке. Влияние фенотипической пластичности можно гарантированно исключить [Shapiro et al., 2006, fig.3].

Во второй работе в 2006-2015 гг. произвели «перекрёстное усыновление» мухоловок-пеструшек между поселениями дубравы и сосняка (с худшей кормовой базой), площадью 9,3 га и 4,6 га

⁷⁶Дальше авторы пишут, что различия в массе в зависимости от происхождения приёмшей, хоть и не были значимы, однако попали в диапазон различий, установленных ранее Garant et al. [2005]: у самок они много значительней, чем у самцов [Shapiro et al., 2006, fig.3]. Нижний 95% доверительный интервал для массы «восточных» был 17,95 г, верхний 95% для «северных» — 18,70. Потенциальная разница здесь 0,58 стандартных отклонений (SD), что не противоречит разнице в 0,39 SD, показанной Garant et al. [2005]. Далее, «северные» птенцы превосходят «восточных» в б) независимо от среды выращивания.

соответственно. Они разделены 1,1 км, и связаны двусторонним расселением, зависящим от размера птиц — переселенцы из сосняка в дубраву крупней, чем идущие в обратном направлении, так же как оставшиеся жить в сосняке (длина цевки 19.47 ± 0.07 мм и 19.39 ± 0.08 мм соответственно). Птицы двух группировок различны морфологически, «сосновые» в целом меньше: у самцов это выражено сильнее, чем у самок [Camacho et al., 2013]. Анализ микросателлитных локусов показывает стоящую за этим генетическую дифференциацию. Если в «дубовом» поселении размеры и масса тела не связаны с приспособленностью, то в хвойном она нелинейно растёт с их увеличением [Camacho et al., 2016a].

Мухоловок в чужие гнёзда переселяли как между группировками, так и внутри них (контроль), в чём участвовало 445 птиц из 116 гнёзд (58 диад) и 496 из 120 гнёзд (60 диад) соответственно. Возврат приёмышей был 14.7% (57 из 389 успешно вылетевших слётков) и 11.8% (48 из 406). Он значимо не различался ни между опытом и контролем, ни сравнительно с выросшими в своём гнезде. Из вернувшихся птиц большинство загнездились там, где их выкормили (75%, $n=48$ для переселенцев между группировками и 70,2%, $n=57$ внутри них), независимо от реального места рождения. 27,6%, однако, вернулись к нему [Camacho et al., 2016a, fig.1]. Регрессионный анализ показывает независимость обеих долей от таких, на первый взгляд значимых характеристик, как пол, дата гнездования, близость соответствующих лесных участков, стадия жизненного цикла, вид эксперимента, место выкармливания и длина цевки.

В отличие от естественных переселений между группировками, «верность» приёмышей настоящему месту рождения не зависит от их размера [Camacho et al., 2016a, table 1]. Однако сменившие сосняк на дубраву также были крупнее, чем наоборот: цевки 19.52 ± 0.08 мм vs 19.28 ± 0.15 мм. Разница на 1,1% кажется скромной, однако укладывается в диапазон различий, описанных для других случаев фенотип-зависимого расселения между группировками на 5-10 км: 0,9-1,2% [Camacho et al., 2016a]. Генетический анализ межпопуляционных различий показал низкую, но статистически значимую дифференциацию между «сосновыми» и «дубравными» мухоловками ($F_{ST} = 0,002$, $P < 0,001$), подтверждённую и тестом генотипической дифференциации ($\chi^2 = 53,99$, $df = 30$, $P = 0,004$). Если убрать из анализа «дубравных» птиц с редкими аллелями, оба поселения соответствуют равновесию Харди-Вайнберга, т.е. имеют сходное генетическое разнообразие — при значимости различий.

В экспериментах Camacho et al. [2016a] запечатление места рождения⁷⁷ как будущего гнездового района, будучи много сильнее побуждений вернуться к реальному месту рождения, «работало» на уменьшение этой тенденции. В природе же оба влияния синэргичны, вместе усиливают дифференциацию, созданную двусторонним и фенотип-зависимым переселением по территории. Авторы делают вывод, что 1) устойчивые различия по селективно-значимым признакам здесь возникли направленно, дифференциальным расселением особей с разными морфоэкологическими потенциями (или жизненной стратегией и, как дальше увидим, связанным с ней поведением) между мозаиками среды разного качества (или поселениями разной плотности и/или межгодовой устойчивости, связанной с этим последним⁷⁸); 2) «сортировка» особей их создаёт даже при расселении на небольшие расстояния (несколько км).

Оба вывода контринтуитивны для сторонников СТЭ, однако «имеют тенденцию подтверждаться» [Camacho et al., 2015, 2016b]. На разных видах птиц независимо друг от друга были показаны

а) «сортировка»: двунаправленное расселение в зависимости от фенотипа) и устойчивая генетическая дифференциация между связанными ею поселениями,

б) устойчивые отличия между резидентами и вселенцами по разным характеристикам, влияющим на приспособленность: уровню гормонов, морфологии, плодовитости, исследовательскому поведению [Clobert et al., 2009, tabl.1-3],

с) новые гены вносятся в обе группировки именно с потоком птиц, «сортируемых» между ними, ещё до выработки локальных адаптаций у новых резидентов. Это исследовали в 2007-2013 гг. в двух группировках лазоревек близ Толедо в Центральной Испании: Gil García и Valdeyernos [García-Navas et al., 2014]. Обе располагались в дубраве, включали ~100 дуплянок (природных дупел почти не было), где синицы гнездились со сходной плотностью ~4 пары/га. Их разделяло 7 км, большей частью

⁷⁷Здесь запечатлевается скорее «родной» биотоп, чем точное расположение «родного» гнезда. Опыты по транслокации 5-6-тинедельных пеструшек на 250 км в Северной Германии показывают, что запечатление возможно далеко за пределами птенцового возраста и места рождения. Обычно самцы возвращаются ближе к месту рождения, чем самки, хотя оба пола запечатлевают в районе не дальше нескольких км в диаметре. Дальность послегнездовых перемещений молодых в разных популяциях мухоловок 0,6-1,4 км сравнима с расстоянием между группировками.

⁷⁸Помимо птиц, это описано для морфологически различающихся «озёрных» и «ручьевых» девятиглых колюшек *Gasterosteus aculeatus*, также подвергнутых «перекрестному усыновлению» между биотопами [Bolnick et al., 2006]. Здесь выявлена и устойчивая генетическая дифференциация, $F_{ST} = 0,008$, т.е. сравнимая с организмами с гораздо лучшими расселительными способностями, домовым воробьём ($F_{ST} = 0,004$, Финляндия) и тростниковой камышёвкой *Acrocephalus scirpaceus* ($F_{ST}=0,013$, Центральная Европа) [Kekkonen et al., 2011; Procházka et al., 2011].

неподходящей для вида местности — речной долины с культурным ландшафтом (пастбища с отдельно стоящими деревьями, так называемые *дехеса*). Перемещения и размножение птиц контролировали весь сезон репродукции (апрель-середина июля). Проверяя дуплянки, кольцевали родителей и определяли дату вылупления, размер кладки, успех насиживания и выкармливания. На 13 день жизни определяли массу птенцов, длину цевки и индекс состояния (массу, скорректированную по линейным размерам), у взрослых — выживаемость к следующему гнездовому сезону. Данные использовали для оценки успеха размножения, по ним — приспособленности резидентов сравнительно с иммигрантами разного пола и возраста (также сравниваемых по генотипам и общей гетерозиготности локусов). Поток генов отслеживали, маркируя птиц индивидуально и генотипируя их по 25 микросателлитным маркерам, особенно в идентификации иммигрантов, составивших 10% самок и 5% самцов [García-Navas et al., 2014, table 1].

Уровень иммиграции между поселениями средний: 10% в Gil García и 4% в Valdeyernos. Большая доля иммигрантов в первом сочетается с отличиями вселившихся самок от резиденток: они тяжелее, более гетерозиготны, у них выше индекс состояния. Во втором поселении данных отличий не найдено (как и у самцов). Спаривания иммигрантов и резидентов равно случайны, без предпочтений генетически отдалённых от них особей [García-Navas et al., 2014, table 2]. Фиксируется ряд отличий по приспособленности местных птиц от вселенцев. В Gil García потомки иммигрантов-самцов оперялись в лучшем состоянии сравнительно с резидентами, по другим параметрам, влияющим на приспособленность, отличий не найдено. У самок-иммигранток в Valdeyernos размер кладки повышен в среднем на 0,58 яйца, без значимых различий по прочим параметрам. Происхождение влияло на репродуктивный успех (вместе с полом, $\chi^2 = 4.83$, $P = 0.03$), но не на выживаемость птиц. Первый варьировал от 0 до 3; у самок-иммигранток он ниже, чем у оставшихся в местах исхода (0.14 ± 0.08 и 0.46 ± 0.09 ; $t_{103} = -1.99$, $P = 0.048$), у самцов картина обратная (0.69 ± 0.24 vs 0.25 ± 0.06 ; $t_{115} = 2.37$, $P = 0.02$). Те же различия отмечены при отдельном анализе данных по каждой из группировок [García-Navas et al., 2014].

Обнаружена значимая дивергенция между поселениями, гено- и фенотипическая. F_{ST} по 25 локусам = 0,033 ($P = 0.01$), что сравнимо с различием между материковыми птицами *P.c. caeruleus* и корсиканским подвидом *P.c. ogliastreae* ($F_{ST} = 0.03$ – 0.04). F_{ST} для каждого из локусов варьирует от 0.002 до 0.095, и везде, кроме одного (ca4; $F_{ST} = 0.002$, $P = 0.06$) значимо отлична от 0 с $P < 0.01$. 31 из 50 (62%) иммигрантов несли новые или редкие аллели. Большинство их них «приходило» в поселения с самками (23/33, 69,7%), хотя доля несущих их самцов несколько выше,

чем самок (10/14, 71,4% и 23/36, 63,8%, соответственно). В обоих поселениях 7 новых аллелей из шести локусов (Pdo5, Pca2, Pca3, Pca7, Pca8 и CsaTgu28) внесены именно иммигрантами, 2 самца и одна самка передали их 12 потомкам. Встречаемость новых и редких аллелей не различалась у птиц, прибывших в Gil García или Valdeyernos (22/34, 64,7% и 10/17, 58,8%; $\chi^2 = 0,16$, $P = 0,68$), характеризую «подвижный резерв» всей популяции [García-Navas et al., 2014]. Однако большинство новых или редких аллелей (21 из 33, 63,6%) разнятся у иммигрантов в обоих группировках. Мультилокусная F-статистика показала генетическую дифференциацию между ними на грани значимости ($F_{ST} = 0,006$, $P = 0,059$), что хорошо согласуется с дифференциацией по признакам, связанным с приспособленностью [García-Navas et al., 2014, table 3]. Откладка яиц в Gil García шла на 6 дней раньше, они были меньше размером, при худшем «качестве» птенцов (меньший вес при большей длине цевки). Местные резиденты (закрепившиеся здесь ранее) также отличались большей длиной цевки.

Эти различия лишь частью объяснимы разным соотношением полов: в Gil García выше доля самцов, а они тяжелее. Анализ различий в количественных признаках, имеющих генетическую подоснову, опровергает нулевую гипотезу, что они созданы нейтральными изменениями ($P_{ST} > F_{ST}$), т.е. среди птиц, «приходящих» в каждое поселение идёт отбор на соответствие *местной* среде, *определяющий шансы* на закрепление и репродуктивный успех, причём разнонаправленный в Gil García и Valdeyernos [García-Navas et al., 2014, table 3]. Что хорошо объясняет большую массу птенцов у самцов-иммигрантов, занимающих лучшие территории, чем местные особи. Каждая группировка (благодаря, видимо, как сигнальному полю, так и зримой «архитектуре» местной растительности) направленно «притягивает» из «резерва» и «закрепляет» на своей территории именно птиц, наиболее приспособленных в местных условиях: прочие же отсеиваются, отселяются в другие группировки, как это показано для больших пёстрых дятлов⁷⁹ и т.д. Поэтому самки, более склонные к рассредоточению, меньше участвуют в воспроизводстве поселений и «внесении» туда новых генов, чем самцы, а «местное» разнообразие генов эффективно поддерживается вселенцами даже, когда в каждый момент доля закрепившихся невелика [García-Navas et al., 2014].

Аналогичные данные получены для потоков нерезидентов между группировками у больших синиц [Garant et al., 2005; Postma, van Noordwijk, 2005], мухоловок-пеструшек и ряда других видов — лазоревок с о.Корсика vs с материка [Blondel et al., 1999], маскаренских белоглазок

⁷⁹См. «Зачем большим пёстрым дятлам...», *op.cit.*

Zosterops borbonicus в высокогорьях и на низких высотах о.Реуньон [Milá et al., 2010], антильских дроздов *Turdus lherminieri* на западе и востоке о.Гваделупа [Arnoux et al., 2013]. Переселение между ними везде структурировано так, что из разнообразия особей внутри популяции в две контрастирующие среды обитания направленно прибывают именно те, чьи собственные характеристики («качество») уже обеспечивают им повышенную приспособленность в той или другой среде, большую чем при случайном попадании.

Эффекты, обычно приписываемые отбору, во всех этих случаях достигнуты «сортировкой» индивидов с разными потенциями развития (определённого поведения, или морфоэкологических характеристик, скажем, представителей альтернативных стратегий у больших синиц или мухоловок-пеструшек) между контрастирующими средовыми выделами [Goltman, 2005].

2.4. Отбор в городских популяциях, связанных «сортировкой» с региональными

Другой вариант — двусторонняя «сортировка» особей контрастирующих фенотипов (моделей поведения, жизненных стратегий и пр.) «вдоль» градиента средовых изменений. Она и фиксируется при урбанизации: благодаря ей рождающаяся городская популяция направленно пополняется особями со всего региона, наиболее «подходящими» для устойчивого существования и успешного размножения в урболандшафте (в первую очередь «худшими» в исходных популяциях — молодыми и субдоминантными). Благодаря «сортировке» птиц между городскими и региональными популяциями, жизнеспособность первых намного выше, чем можно предполагать, исходя из их численности поначалу, часто весьма низкой [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016]. «Сортировка» ускоряет развитие локальных адаптаций во всех местностях, связанных двусторонним перетоком нерезидентов вдоль городского градиента, за счёт более или менее, но направленного «подбора» особей, наиболее соответствующих местным условиям, со значительно большего пространства, в пределе — со всего ареала вида. Жизнеспособность всех группировок, связанных таким «перетоком», растёт и существенно: «сортируемые» «уходят» от элиминации, потенциально весьма значительной, если бы расселение птиц было случайным.

Отсюда системы дифференциального расселения разной дальности (=разного пространственного масштаба «перетока», и коррелирующей с ним частоты переселений) будут поддерживаться отбором, формирующим локальные адаптации, но не движущим, а стабилизирующим: по мере их

становления он усиливает различия между населением разных группировок, местностей и т. д. Математическое моделирование ситуации подтверждает выводы, полученные эмпирическими исследованиями эволюции, движимой дифференциальным расселением у птиц⁸⁰ [Clobert et al., 2009; Edelaar et al., 2008, 2012; Edelaar, Bolnick, 2012]. Направляясь сигнальным полем группировок, «сортировка»

1) делает расселительные процессы в популяции из случайных блужданий — направленным переселением в наиболее подходящую среду обитания;

2) Благодаря ей популяции вида из разных «отрезков» ландшафтных и географических градиентов (а) спаяны в целое — вид как систему («вид Вавилова»), где внутренняя регуляция и обмен особями идёт по всему ареалу, обнимающему широкий спектр местообитаний на большой территории, (б) по той же причине они дивергируют друг от друга со временем, увеличивая разнородность элементов в популяционной системе, но за счёт усиления, а не ослабления их связности в рамках целого [Фридман, 2012].

Как разные популяции, так и поселения в каждой из них чем дальше, тем больше дифференцируются друг от друга, приспосабливаясь к различающимся местным условиям — но не каждая по отдельности, а за счёт общей для всех «сортировки» особей вдоль существующих градиентов (биотопических либо центр-периферия ареала). В том числе «городские» популяции отделяются от исходных. Что их дивергенция в разные стороны за счёт общей причины — «сортировки» особей вдоль средовых или географических градиентов — происходит как правило, а не редкое исключение — сперва утверждалось на основе косвенных данных [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. II.3; Фридман, 2012]. Сегодня это доказано строго, в первую очередь для урбанизированных популяций разных видов: многоголосого пересмешника *Mimus polyglottus* [Stracey, Robinson, 2012]; кроличьего сыча *Athene cunicularia* [Rebolo-Ifrán et al., 2015]; перепелятника Купера [Milsap, 2017]; большой синицы [Charmantier et al., 2017; Caisergues et al., 2018]; озёрной чайки *Larus ridibundus* [Indikiewicz et al., 2018]. Здесь они однотипны с тундровыми (степными, пустынными) подвидами широко распространённых (чаще всего лесных) видов птиц и млекопитающих, подробно изученными С.С.Шварцем [1980]. Однако экстремальность урбосреды намного больше.

⁸⁰Возможность межпопуляционной дивергенции за счёт интенсивного потока генов, благодаря противоположно-направленному и зависящему от фенотипа расселению вдоль градиента изменений среды, чьим действием каждая особь с высокой вероятностью «направляется» в условия существования, наиболее благоприятные именно при её признаках, впервые теоретически обоснована в [Doebeli, Dieckmann, 2003, цит. по Shapiro et al., 2006].

В силу вышесказанного дивергенция приспособлений и «естественной истории» в целом между альтернативными вариантами популяционных систем (динамичными vs консервативными) возрастает по ходу урбанизации вида, когда «городской градиент» делается длинней и/или круче. «Сортировка» и связывает между собой разнотипные популяции, и благодаря неслучайным переселениям особей «вдоль» градиента усиливает экологические, поведенческие, генетические отличия между ними. Максимум дивергенции видим при сравнении «городских» популяций с «лесными» [Фридман, 2012; Evans et al., 2012; Møller et al., 2012; Фридман и др., 2016; Minias et al., 2017; Isaksson, 2018].

«Сортировка» переселенцев между городскими vs исходными местообитаниями повышает устойчивость «городской» популяции в самое важное время начала урбанизации, когда она наиболее уязвима, ибо малочисленна, птицы успешно живут и размножаются в городе, но большая часть молодых уходит вовне, будущий гнездовой район запечатлевают именно там, почему вряд ли вернутся в урболандшафт. Тогда она держится только особями, «вытесненными» из исходной популяции [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. II.3; Фридман и др., 2016]. В чём нет ничего необычного: в ряду местообитаний, занятых видом в каждой местности, устойчивость большинства поселений обусловлена подтоком птиц из «резерва», а не сохраняемостью (или успехом размножения) резидентов. Так существуют многие редкие виды, чьи местообитания стали отдельными «островами», разбросанными далеко друг от друга и изолированные неподходящим ландшафтом. Для их сохранения важнее успешное «наведение» переселенцев в имеющиеся группировки (или на подходящие, но не занятые «острова» биотопов) проигрыванием вокализаций, подстановкой макетов и т.п. управлением поведением, чем успех размножения резидентов и влияющая на него эффективность охраны [Robles, Cuidad, 2017, 2020; Фридман, Сулов, 2018⁸¹]. Городской градиент как раз обеспечивает подобное «наведение»: «собирает» птиц из «резерва» со всего региона и «направляет по цели» (возможным местообитаниям в городе), чем поддерживается много более мощный приток и «тестирование» особей на соответствие урбосреде, чем если бы каждая из них «добиралась» самостоятельно. Это увеличивает

81О символикации умвельта всех позвоночных см. «Символические животные», https://vk.com/vfriedmann?w=wall-130311697_1049; «Синицы научили друг друга опознавать невкусную еду», <http://www.socialcompas.com/2018/02/12/sinitsy-nauchili-drug-druga-opoznavat-nevkusnyyu-edu/>; «Как в блокаду спасли Ленинградский зоопарк», <http://www.socialcompas.com/2019/08/28/kak-v-blokadu-spasli-leningradskij-zoopark/>. Именно потому, что животные — не менее «символические существа», чем человек (в смысле Эрнста Кассирера), все экологические взаимодействия в природе опосредуются и, главное, предвзвешиваются информационными, см. https://vk.com/wall-130311697_1184.

устойчивость «городских» группировок непропорционально их низкой численности.

Двусторонняя «сортировка» особей между городской и региональной популяцией поддерживает первую за счёт репродукции второй; обе пополняются особями с особенностями индивидуальности и поведения, заставляющими избегать местообитаний «исхода», но благоприятными в местах закрепления. Этим она «пролагает дорогу» отбору: эволюция идёт вместе с экспансией, поддерживая высокую скорость приспособительных изменений на обоих «концах» среднего градиента, в популяциях, между которыми «сортируются» особи, с минимумом элиминации в каждой из них [Фридман, 2012, также **рис.5**]. Поэтому при успехе урбанизации выживаемость «городских» птиц быстро растёт сравнительно с таковой в исходных биотопах — как и их общая численность [Møller, 2010b; Møller et al., 2012].

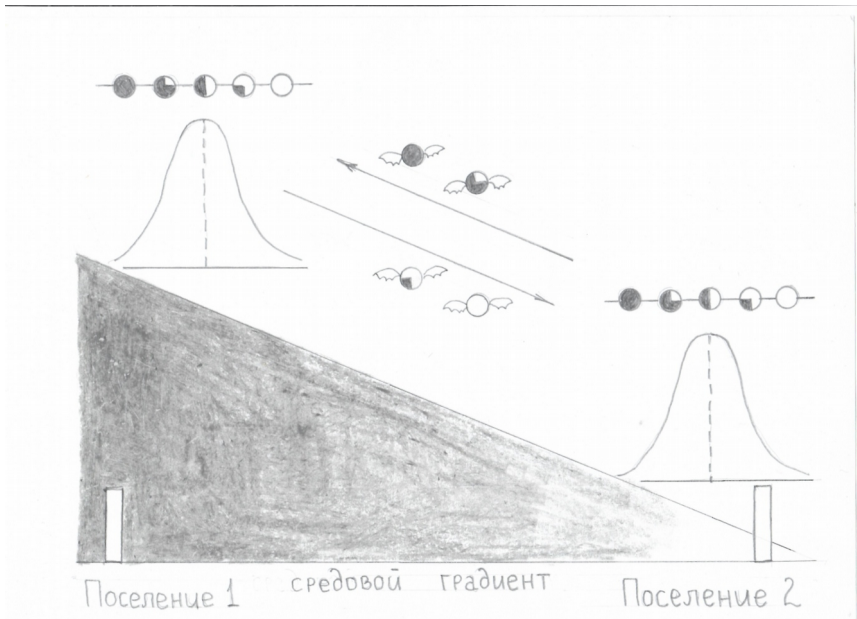


Рисунок 5. Дифференциация поселений за счёт «сортировки» особей вдоль средних градиентов по признакам, связанным с приспособленностью (схема). Рисунок первого автора.

Первое изменение в ходе урбанизации — рост пластичности популяционных и социальных реакций, связанных с прохождением жизненного цикла и окружением особи на его разных этапах: выбора

поселения, в нём — соседей и территории, местообитаний для гнездования и кормления внутри территорий, выбора факторов, запускающих смену поведенческих стереотипов в прежнем месте обитания и/или переселение в новые. Оно вызывается растущим «давлением» городских ареалов на местообитания вида в регионе, проявляясь в их фрагментации на всё меньшие и более изолированные «острова», в трансформации их «с краёв». Так «кружево» местообитаний меняется в неблагоприятную сторону и одновременно делается всё менее предсказуемым. В ответ жизненная стратегия вида начинает активно лабилизироваться ещё до начала освоения собственно урбосреды, в пограничных местообитаниях, только начавших трансформацию под «давлением» городских ареалов, «дошедшем» туда буквально вчера. До этого момента стратегия вида была много консервативней [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016; Фридман, Суслов, 2018].

Отсюда стартовые позиции урбанизации «диких» видов — фронт «расползающегося» воздействия городских центров, не местообитания внутри города, заселённые уже по ходу процесса. Рост пластичности экологии/поведения особей, на который натуралисты традиционно обращают больше внимания, происходит сильно потом — когда популяции с изменённой пространственно-этологической структурой осваивают урболандшафт, проникнут в нехарактерные местообитания (в которых удерживаются лишь благодаря лабилизации). Те поведенческие инновации и экологические изменения, что полагают синонимом успешной урбанизации, там появляются позже (через годы, в крайнем случае первые десятки лет): они только следствие урбанизации, и достаточно отдалённое [Фридман, Ерёмкин, 2009; Møller, 2008, 2010ab, 2014; Фридман и др., 2016; Фридман, Суслов, 2018]. Отбор, в свою очередь, делается стабилизирующим: «подгоняет» фенотип к новой норме, заданной сменой пространственно-этологической структуры популяции и следующей отсюда коррекцией моделей поведения особей. Первые две трансформации быстры (годы), но «подгонка» идёт много медленней (первые десятки лет). Изменения морфофизиологии и генных вариантов у «городских» птиц потому и запаздывают (часто значительно), что стабилизирующий отбор здесь «тюнингует» особей, давно и успешно освоивших урбосреду. Для этого же достаточно лабилизации популяционной системы, вместе с имеющейся пластичностью организмов [Miranda, 2017; Liker, 2020], а дальше происходит «доводка» отбором [см. ниже и Суслов, 2014; Фридман и др., 2016; Фридман, Суслов, 2018].

Иными словами, города «концентрируют» особей с определённым поведением, отличным от «типа» исходной популяции (в разном «масштабе» несходства: от жизненной стратегии в целом до отдельных стереотипов и особенностей индивидуальности с совпадением в

остальном), часто отличных по «обеспечивающим» их деталям физиологии, генотипа и т. д. Именно они в урбосреде получают преимущество перед «диким типом», тогда как вовне их приспособленность снижена, см. данные по чёрному дрозду [Evans et al., 2009] и кроличьему сычу [Rebolo-Ifrán et al., 2015; Luna et al., 2019]. Если отличия исходно отсутствуют, их создаст и усилит отбор, «выковывающий» специализированные городские популяции [Müller et al., 2013ab; van Dongen et al., 2015]. И наоборот, в загородный район перемещаются птицы, чьё поведение, экологические предпочтения, генотип создаёт преимущество в исходной среде обитания (рис.5). Направленная «сортировка» особей по поведенческим потенциям и/или основанным на них альтернативным стратегиям идёт и внутри «городской» популяции, между разными мозаиками урболандшафта и, соответственно, районами города. См. данные по сизарю *C. livia*, большой синице [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. II.3-4], большой синице [Sprau, Dingemanse, 2017] и др. Эволюция идёт вместе с экспансией, в противоположность представлениям СТЭ и ЭТЭ (там либо эволюция из-за экспансии, либо экспансия из-за эволюции).

2.5. «Гены урбанизации», поддерживаемые отбором

На первых порах освоения урболандшафта обмен особями с регионом не слабеет, но даже усиливается: «городские» дивергируют от «лесных» именно за счёт роста связности «материнской» и «дочерней» популяций. Когда вторые достаточно вырастут, а урбанизация заметно «продвинется» (в том числе птицы займут биотопы, настолько изменённые, что вне города просто отсутствуют), они отделятся и, всё больше пополняясь собственным размножением, обретут независимую историю и судьбу [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016; Miranda, 2017; Фридман, 2018; Isaksson, 2018]. Этот вывод сейчас подкреплён данными по их генетической дивергенции, скажем по серому юнко *Junco hyemalis* [Rasner et al., 2004], обыкновенной пустельге *Falco tinnunculus* [Rutkowski et al., 2006], чёрному дрозду [Evans et al., 2009], большой синице [Björklund et al., 2010], лысухе [Minias et al., 2017].

Больше того, в «городских» популяциях местных видов (чёрный дрозд, большая синица, чёрный лебедь *Cygnus atratus*, кроличий сыч) и закрепившихся экзотов (наполеонов бархатный ткач *Euplectes afer* на Пиренеях; лесная завирушка *Prunella modularis*⁸² в Новой Зеландии)

82 Давно урбанизировалась в Западной Европе. В Европейской России это лишь начинается и, что вполне предсказуемо, с северо-западных регионов. Так, с 2014 г. она загнездилась в садах близ домов г. Печоры Псковской обл. Одновременно город осваивает ещё ряд видов,

избирательно накапливаются генные варианты, облегчающие приспособление к самым общим характеристикам урбосреды — максимуму гетерогенности, нестабильности участков ландшафтной мозаики «здесь и сейчас», наибольшей скорости их изменений во времени. Среди генов, меняемых урбанизацией «диких» видов птиц и млекопитающих⁸³ (выявленных на данный момент), важнее всего три: ген серотонинового транспортера *SERT*, постсинаптического дофаминового рецептора D4 *DRD4* и связанный с биоритмами *ADCYAP1* (*adenylate cyclase activating polypeptide 1* - кодирует белок, регулирующий синтез мелатонина – гормона регулятора суточных и сезонных ритмов активности, усвоения пищи, обмена веществ и др.). Они показывают максимум направленных изменений (накопление «городских» вариантов SNP в позициях, соответствующих функциональной части гена, экзонах и микросателлитах), почему считаются кандидатными генами урбанизации [Müller et al., 2013ab, 2014, 2017].

Первый ген влияет на стрессоустойчивость индивида (способность действовать при опасности и травмирующих влияниях, вроде фрагментации местообитаний, их рассечения коммуникациями и т.д.⁸⁴) и

ранее обитавших только в окрестных лесах: вяхирь, большой пёстрый дятел, сойка *Garrulus glandarius*, зарянка *Erithacus rubecula*, певчий дрозд *T.philomelos*, поползень *Sitta europea* [Бардин, 2014]. Однако пока в большинстве областей лесная завирюшка должна быть отнесена к урбофобам — она связана с хвойными и смешанными древостоями, сохраняющими природный облик, и исчезает при их изменении под воздействием ближайшего города, в том числе рекреацией.

⁸³Генов, вообще вовлечённых в урбанизацию вида, намного больше. Так, полногеномный анализ «городских» vs «сельских» кроличьих сычей (213 птиц из трёх пар местообитаний обоих типов) выявил селективные изменения 98 генов, в основном экспрессируемых в головном мозге и связанных с синапсами и проекциями нейронов. «Городские» популяции также отличаются от «сельских» полиморфизмами в промоторной области гена *SERT*, важного для последующего рассмотрения [Müller et al., 2020]. Видимо, большинство генов, в процессе урбанизации оказывающихся под отбором, отражают частные приспособления к данному конкретному городу, вроде гена *RARS1* первой хромосомы гребенчатых аналисов *Anolis cristatellus*, освоивших города о.Пуэрто-Рико [Campbell-Staton et al., 2020]. Селективные изменения в *SERT*, *DRD4* и, возможно *ADCYAP1* (здесь мало исследований) интересны своей однородностью у птиц, различающихся экологически и филогенетически: варьирует число накопленных изменений, «распространение» в гене позиций, изменённых отбором, однако они идут в одном направлении в географически очень разных, несвязанных друг с другом городских популяциях (10 из 12 изученных в Европе и Северной Африке у чёрного дрозда [Müller et al., 2013a]; 4 — у большой синицы в Дании [Müller et al., 2013b], потом также и в Барселоне [Riyahi et al., 2015, 2017] и др.). Поэтому их разумно рассматривать как приспособление к самым общим характеристикам урбосреды, определяющим её экстремальность для «диких» видов птиц и других позвоночных. Оно обсуждается ниже.

⁸⁴Для птиц трансформация местообитаний и ею вызванная необходимость пересекать неподходящий ландшафт (так называемый «матрикс»), вроде а/д с городской застройкой, травматичны не меньше, чем риск нападения хищника, что отражает подъём уровня кортикостерона и разнотипные «сбои» поведения в этой ситуации [Bonier, 2012, table 2;

его реактивность — скорость и амплитуду ответа. Так, максимальное выражение антихищнического поведения у больших синиц — птица шипит и вертит головой, отчасти создавая впечатление змеи, особенно находясь в дупле. Timm et al. [2019] показали, что наличие или отсутствие этой реакции на опасность у данного индивида коррелирует с изменениями в экзоне 1 гена *SERT* (SNP 187), объясняющими 16% дисперсии поведенческого ответа, при независимости от полиморфизмов *DRD4*.

Второй ген влияет на когнитивные функции особи, связанные с реагированием на новое и неизвестное в её окружении, и в то же время потенциально опасное, исходно пугающее (объекты, события, явления, существа, требующие исследования, классификации и выбора способа реагирования). Встречи с ним резко растут по сравнению с исходными биотопами именно в городах (в меньшей степени — на новых территориях при успешных инвазиях, ещё меньше в других «рукотворных ландшафтах»). *DRD4* консервативен у птиц и млекопитающих (включая человека, что важно для дизайна экспериментов и межвидового сравнения результатов) и связан с приоритизацией внимания, объемом рабочей памяти. Среди прочего это определяет лучшую переключаемость и многозадачность: носители «городских» вариантов *DRD4* лучше категоризируют, их кратковременная память «вместительней», они лучше задействуют это всё в условиях стресса или средовых «помех» (в том числе эффективнее разделяют «помехи» и «фон», см. главу 2.7), с более оптимальным распределением времени между задачами. В городских популяциях больших синиц избирательно накапливаются варианты *DRD4*, обеспечивающие лучшую категоризацию и дифференциацию ситуаций, оптимальное распределение времени между конкурирующими задачами, а самих индивидов — между участками урболандшафта с разным характером беспокойства [Fidler et al., 2007; Müller et al., 2013b; Riyahi et al., 2015, 2017; Sprau, Dingemanse, 2017]. Сходные изменения связаны с урбанизацией или инвазией на новые территории у других изученных видов [Müller et al., 2013ab, 2014, 2017, 2019; van Dongen et al., 2015; Holtmann et al., 2016]. В природных (сейшельская камышовка *Acrocephalus seychellensis*) и инвазивных популяциях (волнистый астрильд *Estrilda astrild*) связь черт индивидуальности с вариантами *DRD4* и *SERT* может отсутствовать: урбанизация и/или инвазия на новые территории её усиливает, а возможно и создаёт *de novo* [Johnston, Munshi-South, 2018; Liker, 2020; Silva et al., 2020].

Isaksson, 2018]. Поэтому средовой стресс, вызванный нарушением или фрагментацией местообитаний, «принуждающий» к перемещениям через межбиотопические границы чаще обычного (особенно неожиданным и непредсказуемым), находится в ряду прочих стрессоров, угрожающих благополучию или жизни животного.

В городских популяциях этих видов избирательно накапливаются и варианты гена серотонинового транспортера **SERT**. Это определяет большую устойчивость к любым стрессорам, включая сокращение дистанции взлёта. **SERT** реагирует на урбанизацию быстрее всего [Müller et al., 2013ab, 2014; van Dongen et al., 2015; Holtmann et al., 2016]. У дарвиновых вьюрков *Geospiza fortis* и *G.fuliginosa* на о.Санта-Крус урбопопуляции отличаются эпигенетически, степенью метилирования разных участков ДНК: морфологические отличия от исходных популяций отмечены лишь у первого вида. Не найдено различий в изменчивости числа копий генов (англ. *copy number variation*) между популяциями [McNew et al., 2017].



Рисунок 6. Одно из проявлений урбанизации: певчий дрозд в ГБС РАН (г.Москва) активно поёт, совсем не таясь, сидя низко, в совершенно открытом пространстве под кронами. Причём это выходные, там ходят толпы народу, с собаками, летают велосипедисты, светя фонариками и звеня, есть много других факторов беспокойства. Фото первого автора.

У «городских» больших синиц⁸⁵ метилирование CpG-островов в промоторах генов **DRD4** и **SERT** повышено на 1-4% во всех тканях, как и в «острове», перекрывающем экзон 3 гена **DRD4**. Общий уровень метилирования во всех локусах также выше. Промотор гена **SERT** представляет собой бедную по CpG область; метилирование одного динуклеотида CpG, расположенного в 288 п.н. от сайта начала

⁸⁵Исследовались птицы из городских парков Барселоны vs двух районов природных ландшафтов.

транскрипции, связано с уровнем исследовательской активности «городских» птиц. Генотипы полиморфизма SNP234, локализованные в промоторе **SERT**, значимо коррелируют со стремлением к новизне, её поиском и исследованием (противоположность неophobia) в неволе, и аллель, усиливающий эту активность, чаще встречается у «городских» птиц. Авторы полагают, что генетическая изменчивость и вариации в метилировании гена **SERT** существенны как подоснова индивидуальности у больших синиц [Riyahi et al., 2015].

В это же время значительные различия в индивидуальности между большими синицами Барселоны и природных территорий вокруг (выше смелость, интенсивней исследование новых объектов) не были связаны с частотами генотипов полиморфизма SNP830 в гене **DRD4**, хотя сами частоты значимо различались у «городских» и «лесных» птиц. Там же отмечено разрушение поведенческого синдрома — исследовательская активность коррелирует со смелостью у «лесных», но не «городских» синиц [Riyahi et al., 2017], как это вообще происходит при урбанизации вида (глава 5). Однако данные по искусственному отбору на соответствующие типы поведения [Fidler et al., 2007], как и по птицам из других городов Европы [Müller et al., 2013b] показывают значимую связь их индивидуальностей с этим и другими полиморфизмами (например, в экзонах 2 и 4) в **DRD4**.

Депрессия матери в пренатальном периоде меняет паттерн метилирования промотора **SERT** у плода, а его общий уровень связан с плохим обращением в детстве. Уровни метилирования **DRD4** и **SERT** также отрицательно коррелируют с развитием симптомов синдрома дефицита внимания и гиперактивности. На протяжении жизни у однояйцевых близнецов накапливаются различия в метилировании генов **SERT** и **DRD4**, отражая возрастающее несходство их биографий и жизненных обстоятельств [Riyahi et al., 2015]. Как и в случае с человеческим детством, вырастание в экстремальной среде создаёт «отпечаток» в виде метилирования генов, меняющего их экспрессию в сторону, обеспечивающую первый этап адаптации — интенсификацию функции, «попавшей» под действие стрессоров, чтобы и в этих условиях «жить, ничего не меняя». Фактически это аналог так называемых длительных модификаций, наиболее известных у растений и беспозвоночных. Согласно модели парфорсной эволюции, они позже, уже на втором этапе приспособления, замещаются генетическими изменениями с противоположным эффектом: обуславливая сдвиг поведения, физиологии и морфологии вида, или способность к преимущественному временному *здесь и сейчас* сдвигу поведения и физиологии, они создают ситуацию, когда ранее экстремальная среда делается если не благоприятной, то перmissive — какое-то время её

можно эксплуатировать, но потом надо отдыхать в рефугиуме или хотя бы на время уменьшить активность, восстановить силы⁸⁶ [Суслов, 2011; Suslov, 2013]. Действительно, метилирование «генов индивидуальности» **DRD4** и **SERT** в «городских» популяциях птиц значимо отличается от такового в исходных и как минимум у больших синиц различия связаны с изменением индивидуальности при урбанизации. У них же различие транскриптомов между популяциями связывают с эпигенетическими изменениями уровней экспрессии генов [Riyahi et al., 2015; Verhulst et al. 2016; Watson et al., 2017].

Недавно опубликованы крайне подробные данные по генетике урбанизации больших синиц в разных местах европейского континента. С

86Парфорсная эволюция — отбор на изменение кривой стресса Ганса Селье, прежде всего на пролонгацию стадии перекрестной резистентности в этой кривой и на раннее купирование повреждающих эффектов в фазе тревоги в начале кривой и фазе истощения (дистресса) в её конце. В отличие от гомеостаза, поддерживаемого перманентно, пока у организма (или машины) есть расходуемые на это ресурсы, стресс-реакция обязана закончиться. Даже если расходуемые ресурсы есть, усталость — одно из отличий организма от машины: в этом плане, транскрипция, трансляция и ряд других точных процессов выполняемы именно молекулярными машинами. Организм устаёт, машина изнашивается (так называемая «усталость материала» — просто его износ под знакопеременными нагрузками).

Зато темпоральная ограниченность стресса позволяет его использовать как инструмент прогноза приемлемости условий существования: в более пессимальной среде, при менее адекватном выборе модели поведения и т. д. усталость приходит раньше. Ресурсы ещё есть, независимо от того, какой выбор сделает организм: «аварийно покинуть» среду, продолжать прежнюю стратегию действий, подключив ранее неиспользованные ресурсные депо (эффект «открытия второго дыхания»), изменить стратегию или шунтировать стресс — *здесь и сейчас* использовать объекты разнообразия среды для сокращения общей непрерывной длительности стресса, локально-обстановочно разбить единую большую Селье-кривую на множество мелких с совсем другим соотношением в каждой из них как фаз тревоги, перекрестной резистентности и дистресса, так и используемых ресурсных депо [Suslov, 2013, 2016; Суслов, 2016].

Парфорсная модель предсказывает эволюцию самих генов стресса. Экспрессию прочих генов, не участвующих в домашнем хозяйстве организма и обслуживе стресса, выгоднее на время угасить — с точки зрения как энергобаланса организма, так и дилеммы Холдейна, ведь отбора по молчащим генам нет. При шунтировании стресса, напротив, выгодна общая работа генов стресса и генов, участвующих в приоретизации внимания. Последние будут локально-обстановочно регулировать экспрессию остального генома, формируя вавилонскую комбинаторику признаков (см. подробней главы 2.7, 2.10). Способность к прогнозу и выбору — одна из главных причин сохранения отбором усталости, которая суть всего лишь интерференция биохимических процессов в замкнутых объёмах (мембраной у клетки, тканями у организма). В частных случаях отбор элиминирует усталость, как в точных процессах, гомеостазе, периодических процессах (сердце или кишечник не устают целиком — их части работают в противофазе), вирусам она вообще не знакома. Однако прогноз и выбор важнее — биосфера нашей планеты базируется на организмах, а не на молекулярных белково-нуклеиновых машинах, составляющих в ней несамостоятельный сегмент (виросфера). Но именно прогноз и выбор игнорируем ведущими эволюционными теориями — СТЭ и ЭТЭ, а его субъект — действующий организм — в их понятийном аппарате отсутствует.

одной стороны, они подтверждают выводы главы 1 об общих тенденциях микроэволюции при освоении урбосреды, дополняя их массой интересных подробностей:

а) отбор прежде всего происходит по поведению — как при domestikации, но с иными последствиями, а поведенческие изменения «тянут за собой» остальное (морфофизиологию, генетику и т. д.);

б) разные города заселяются независимо из ближайших участков природных биотопов, без «прыжков» урбанизированных популяций в незанятые ими города,

в) никакого *Turdus urbanicus* или *Parus urbanicus*⁸⁷ не получается, ДНК-филогения показывает, что давно возникшие (и сильно специализированные, прошедшие жёсткий отбор и т.д.) городские популяции разных видов птиц, млекопитающих, ящериц и т.д. ближе каждая к исходной популяции в «своём» ближнем пригороде, а не друг к другу,

г) общий тренд изменений поведения, физиологии, биоритмов и пр. при урбанизации существует, но по-разному реализуется в разных городах, в том числе разными генами. В частности, у больших синиц это не везде связано со знаменитыми «генами урбанизации», *DRD4* и *SERT*.

P.Salmon et al. [2021] были генотипированы 192 особи больших синиц из европейских городов и парных к ним сельских местообитаний той же местности (всего 9 пар). Отобранные в разных городах гаплотипы совпадают редко, но типичные для городов изменения происходят внутри одних и тех же генов, в основном связанных с нейронной функцией и развитием. К сожалению, в случае приспособления к городской среде короткий эволюционный временной масштаб, зависимость эволюции от местных факторов и полигенная природа многих фенотипических признаков затрудняют обнаружение геномных сигналов адаптации.

Объём данных составлял 10-16 особей в каждой выборке, 517603 SNP. За счёт изучения неравновесия по сцеплению была оценена структурированность европейской популяции, она оказалась низкой. При анализе генетической вариабельности методом главных компонент первые две оси объясняли по 3% изменчивости. В городских популяциях не наблюдается снижения гетерозиготности, т.е. они не проходили сквозь бутылочное горлышко. Одновременно показано, что множественные различия «городских» и «лесных» экотипов не объясняются дивергентным отбором на местах размножения. Данные были получены на синицах, гнездящиеся в дуплянках в г.Монпелье vs в дубовом лесу в ближнем

⁸⁷О них см. мини-рецензию на книгу Менно Схилтхёйзена «Дарвин в городе. Как эволюция продолжается в городских джунглях», <http://www.socialcompas.com/2021/08/11/mini-retsenziya-na-knigu-menno-shilthyojzena-darvin-v-gorode-kak-evolyutsiya-prodolzhaetsya-v-gorodskih-dzhunglyah/>

пригороде [Caizergues et al., 2018]. Между группировками выявлены 4 устойчивых различия в морфологии (в городе короче цевка, меньше длина крыла и хвоста, ниже масса тела) и 2 — в жизненной стратегии (более раннее размножение, меньший размер кладки). Давления отбора между дивергентными биотопами были дивергентны только для одного признака (масса тела), для всех прочих каждая группировка характеризовалась своим собственным набором селективных давлений, не связанных между собой [Caizergues et al., 2018].

Оба результата независимо подтверждают, что урбанизация «диких» видов движется направленной «сортировкой» особей между новыми местообитаниями в городе и исходными в регионе (глава 2.3-2.4). Оцененные уровни миграции за пределами центральной части выборки обычно низкие, в том числе между близкими городами. Некоторые городские популяции кластеризуются вместе со своими «лесными» парами. Тем не менее, анализ предполагает определённый уровень миграций, в том числе дальних, например из Лиссабона в Глазго. Генетическая дифференциация населения (F_{ST}) внутри пар популяций («городское» и прилегающее лесное население), а также между «городским» населением разных городов в среднем была выше, чем дифференциация между «лесным» населением в разных районах Европы. Эти результаты подтверждают идею о том, что поток генов обычно сильнее между популяциями в исходных биотопах сравнительно с городскими (в 9 парах подобных сравнений), и указывают на снижение потока генов между «городскими» и ближайшими лесными птицами.

Предыдущие результаты на другом виде воробьиных Европы, черном дрозде, показали, что разные города колонизируются им независимо из ближайших лесов. В данной работе обнаружение независимых кластеров для некоторых городских популяций также указывает на аналогичный сценарий, то есть на независимую и повторяющуюся колонизацию городов преимущественно смешанными популяциями в исходных биотопах. Однако общая слабая генетическая дивергенция и обнаружение значительных миграционных событий среди отдаленных популяций предполагает возможную роль потока генов в облегчении городской адаптации через распространение адаптивных аллелей.

2758 SNP, связанных с урбанизацией согласно регрессионной модели LFMM (*latent-factor mixed models*), были распределены по всему геному и не группировались в определенных регионах. Метод главных компонент чётко разделяет «лесные» и «городские» популяции (доля объясненной дисперсии $P_{VE} - PC1 = 1,98\%$). Результаты, полученные байесовским подходом (*BayPass*), выявили только 70 SNP, сильно связанных с урбанизацией, из них 34 совпали с выявленными LFMM (много больше, чем ожидалось бы случайно). Среди этих 34 SNP частота одного и того же

аллеля увеличена в семи или более городских популяциях по сравнению с парными сельскими. Авторы показали, что существует локальная адаптация к городской среде обитания у больших синиц, и что это происходило по всей Европе за счет сдвигов в частоте аллелей одних и тех же локусов. Это могло произойти, поскольку предположительно адаптивные аллели были общими для значительной части европейского ареала вида, или из-за обмена адаптивными аллелями через поток генов между городскими популяциями. Тем не менее, в соответствии с полигенной основой адаптации посредством тонких сдвигов частоты аллелей в нескольких локусах, обнаруженные различия между городом и лесами вокруг в целом невелики. Только несколько SNP показывали относительно сильные сдвиги частоты аллелей (>0.5).

Далее авторы искали участки генома, где обнаруживалось значительное количество отличий между «городской» и «лесной» популяцией. Таковых тоже обнаруживалось довольно много, хотя они слабо коррелировали между разными городами (были общими максимум для пяти пар популяций). Три наиболее значимых общих участков такого рода сгруппированы в области размером 300 тыс. п.н. на хромосоме 11 (16,05–16,35 МБ) и были обнаружены в Гётеборге, Мюнхене и Пиренейском полуострове (Барселона, Мадрид и Лиссабон). В целом количество совпадений не было связано с географической близостью популяций. Например, в Гётеборге и Париже, а также в Лиссабоне и Глазго было зарегистрировано наибольшее количество общих участков (53 и 47 соответственно). Таким образом, общие адаптивные генетические вариации через интрогрессию и поток генов между соседними городскими популяциями вряд ли вносили существенный вклад в адаптацию. Расхождения результатов, полученных разными методами обнаружения знаков отбора на отбор, говорят о том, что большинство событий отбора являются недавними и незавершёнными. Авторы подтвердили также, что обнаруженные признаки отбора действительно были вызваны дивергентным отбором, а не генетическим дрейфом или попутным транспортом в регионах с низкой рекомбинацией – в том числе потому, что некоторые участки, для которых наблюдался отбор, располагались в областях с высоким уровнем рекомбинации. Для влияния генетического дрейфа генетическая дифференциация популяций слишком мала; кроме того, помимо Глазго и Лиссабона (краевые популяции) практически не обнаруживалось дефицита гетерозигот.

Дальше исследователи сосредоточились на генах, связанных с признаками отбора более чем у половины всех «городских» популяций (≥ 5 городских популяций), поскольку они, вероятно, важнее всего для адаптации к урбосреде. Всего ими найдено 42 гена, ассоциированных с недавним или продолжающимся отбором, по крайней мере, в пяти

популяциях и 15 других генов, связанных с более ранними и завершёнными событиями отбора. Ими не отмечено увеличения количества общих генов при отборе в зависимости от географической или генетической дистанции, что подтверждает независимость многих событий освоения разных городов. Кроме того, 12 из 57 общих генов при отборе также были связаны с урбанизацией в анализе LFMM. Интересно, что два из них, **GMD5** и **SLC6A15** по-разному экспрессируются в крови и/или печени между городскими и сельскими птицами.

Примечательно, что, несмотря на обнаружение «подписей» (*signature*) естественного отбора, перекрывающих один и тот же ген в пяти или более городских популяциях (например, гены **GMD5**, **HTR7** или **CDH18**), точное расположение этих «подписей» не соответствовало друг другу. Более того, в некоторых случаях самые сильные «подписи» воздействия отбора находятся не внутри генов, а вверх или вниз по течению⁸⁸ от них, и не имеют согласованного паттерна среди популяций. Например, признаки отбора вокруг **HTR7** присутствовали вниз по течению в Глазго и Мюнхене, но вверх – в Мальмё, Париже, Мадриде и Лиссабоне. Это может свидетельствовать о том, что с адаптацией к городу связаны изменения именно в регуляторной, а не белок-кодирующей части генома, причём их природа различна в разных популяциях. Многие из генов, связанных с урбанизацией, ранее были связаны с поведенческой дивергенцией, а также с когнитивными и обучающими функциями. В частности, ген **HTR7** (хромосома 7) кодирует рецептор нейромедиатора серотонина, путь, который последовательно идентифицируется как цель изменений, связанных с урбанизацией. Действительно, два предыдущих исследования (на европейских черных дроздах с использованием подхода генов-кандидатов и на кроличьих сычах с использованием полногеномного ресеквенирования) также описали изменения в этом пути как основное различие между «городскими» и сельскими популяциями. Оба вида также демонстрируют постоянные различия между городом и деревней в двух формах поведения, связанных с серотином: подавление оси стресса и продление активности на вечер и ночь при искусственном освещении, соответственно. **HTR7** также напрямую связан с различиями в поведении мигрирующей и жилой радужной форели *Onchorynchus mykiss*. Ген **CDH18** (хромосома 2) является частью суперсемейства мембранных белков, участвующих в синаптической адгезии и выявленных как ген-кандидат в фонологических изменениях у людей.

Предполагается, что гены **PTPRD** и **VPS13A** (оба в Z-хромосоме) участвуют в развитии гиппокампа и ранее связывались с навигацией птиц, полётной активностью и миграционным поведением. Более того, два

⁸⁸Направление задано «правилами чтения» генетического текста, от 3' к 5' концу.

других гена, находящихся в процессе отбора и связанные с урбанизацией, участвуют в регуляции когнитивных процессов и поведенческих расстройств у позвоночных (*DLG2* и *NRXN3* в хромосомах 1 и 5 соответственно): ранее их удалось связать с отличиями «городских» кроличьих сычей. Эти результаты дополнительно подтверждены анализом 2758 связанных с урбанизацией SNP (анализ LFMM), связанных с 984 генами (1501 SNP в генных регионах), с точки зрения принадлежности последних к определённым функциональным терминам *Gene Ontology*. Большинство избыточно представленных терминов GO (задают категории белков, исходя из их функции в клетке, ткани или организме) были связаны с функционированием и развитием нейронов, клеточной адгезией и сенсорным восприятием. Данные термины GO были в основном сгруппированы в две взаимодействующие сети, одна из которых связана с сенсорным распознаванием, а другая - с развитием нервной системы и клеточной адгезией. Эти результаты подтверждают предыдущую идею о когнитивных и поведенческих изменениях как ключевых ответах на урбанизацию. Цитируемое исследование предполагает наличие сильного генетического компонента этих предположительно городских адаптивных фенотипов у больших синиц по всей Европе.

Другая работа по большой синице [Caizergues et al., 2022] была сделана на парах городская популяция — популяция из соседнего лесного массива в Барселоне, Монпелье и Варшаве. Из каждой брали по 10 особей, в образцах крови анализировали как различия по частоте SNP, так и DMR (дифференциально метилированные регионы генома). Обнаружены признаки слабого отбора, во всех случаях «разводящего» городские и лесные популяции. DMR преимущественно попадают на сайты транскрипции и промоторные области, что также свидетельствует об их значимости. Как SNP, различающиеся по частоте в городских и лесных популяциях, DMR часто попадали в локусы, связанные с нервной системой, иммунитетом, поведенческими, гормональными и стрессовыми реакциями. Однако параллелизм по конкретным локусам для трёх пар популяций при этом был незначительным. Из генов, связанных с дивергентным отбором, можно отметить несколько. Ген *NR4A2* играет важную роль в распознавании новых объектов и памяти у мышей. Ген *DCX* связан с пластичностью нейронов и экспериментальные подходы показали, что искусственный ночной свет вызывает гиперэкспрессию этого гена, связанного с изменением поведения и выраженностью депрессивноподобного поведения для вороны. Наконец, ген *CHRNA1* ассоциирован с агрессивным поведением кур.

Найдены четыре гена (*POMC*, *ADAMTS3*, *PAPD4* и *GCC1*), связанные с DMR, которые ранее были описаны у больших синиц как подвергающиеся серьёзным изменениям в уровнях метилирования в

случае воздействия загрязняющих веществ (точные функции их пока неизвестны). DMR, связанных с известными «генами урбанизации» **SERT** и **DRD4** в этом исследовании не обнаружено, однако найдено значительное изменение метилирования **DRD3** (связан с агрессивным поведением кур). Следует учитывать, что судя по предыдущим исследованиям, метилирование сильно отличается в зависимости от выбранной ткани и подвержено сезонным изменениям.

Всё это рождает вопрос, важный для эволюциониста: почему урбанизация всех позвоночных — птиц, ящериц, земноводных, млекопитающих — представляет собой приспособление без формообразования. В природе приспособление к особым условиям среды и/или освоение новой территории, более или менее обособленной от всего ареала, неизменно имеет «таксономические последствия», эти особи обособливаются в отдельные подвиды, в потенции виды. Приспособление к «рукотворным ландшафтам» происходит много быстрее, чем к природным (и быстрее всего к городским, глава 1), а вот формообразование не начинается вовсе. Данный парадокс анализируется в главе 2.10.

2.6. Урбанизация меняет морфологию иначе, чем domestикация

Действующая причина доместикационных изменений — задержка миграции клеток нервного гребня, запускающая каскад изменений на уровне морфофизиологии и поведения; изменения тимуса (ювенализация) объясняют лишь отдельные их черты [Попова, 2015; Уилкинс, 2017]. Поэтому они проявляются в пегостях, вислухости, укорочении морды (но отмечен и случай удлинения) и т. д. преобразованиях морфологии.

При урбанизации ничего этого мы не видим. Часто утверждается рост частичного альбинизма и т. д. пегостей у синантропных видов птиц (домовый воробей *Passer domesticus*, серая ворона *Corvus corone cornix*, галка *Corvus monedula* и пр. [Ильенко, 1976, цит.по: Корбут, 2018]). Однако это модификационные изменения, как хромизм или прочие aberrации: частота их повышена в Москве сравнительно с малыми городами и посёлками, но не «сельскими» популяциями. Они учащаются в периоды линьки или вылета молодых, когда у птиц затруднения с качественным питанием, и снова становятся крайне редки в другое время. У серой вороны и домового воробья частота aberrаций снижена в годы подъёма численности, и возрастает при спаде, когда повышается доля слётков в составе популяции. Полноценное питание птиц с пегостями при клеточном содержании нормализует окраску после первой же линьки [Корбут, 2018]. Немногие дожившие до взрослости aberrанты отличаются

исключительной осторожностью, по-видимому, в порядке компенсации: их избирательно отлавливают ястреба [Тищенко, 1999; Караваев, 2013]. То же отмечено относительно пегостей «городских» чёрных и певчих дроздов в Великобритании [Sage, 1963].

Даже на максимуме концентрации распространение пегостей в синантропных популяциях несравнимо с domestикационным. Там окрасочные изменения сопряжены с морфологическими, особенно в форме черепа, и охватывают всю популяцию, делаются обычными. У городских птиц это всегда аномалии, редкие или очень редкие [Лукашик, 2018]. Ущажения пегостей вовсе не найдено у видов-синурбанистов, обитающих на «островах» природных территорий, а не в застройке. У населяющих города вяхирей, тетеревятников, воронов, жёлн обыкновенной и хохлатой, зелёных, малых, белоспинных, больших пёстрых дятлов и множества других видов [Evans et al., 2010; Lowry et al., 2013; Miranda, 2017] больше пегостей не становится. Наоборот, в ряде случаев урбанизация сокращает пегости: у юнко, освоивших г.Сан-Диего, голова сделалась темнее, а белые каймы хвоста исчезли⁸⁹.

Кроме подъёма агрессивности, у «городских» певчих воробьёв *Melospiza melodia* более развиты бурые пестрины на груди: их больше и меланиновая окраска интенсивней. «Перестроена» и связь окраски с территориальностью: большая выраженность последней в исходных популяциях коррелирует с меньшим пространством, занятым испещрением, в «городских» же, наоборот, присуща птицам с самыми тёмными пестринами. Гормональная подоснова испещрения в обоих случаях одинакова: большая развитость вызвана повышенной секрецией тестостерона под управлением гонадотропин-релизинг гормонов, у более испещрённых самцов сильнее подъём кортикостерона в ответ на стрессор. Напротив, связи окраски с поведением меняются в разных ландшафтах [Beck et al., 2018].

Одно из таких изменений прямо противоположно как пегостям при domestикации-дестабилизации [Трут, 2007, 2008], так и маркёру противоположного отбора — на агрессию к человеку, что коррелятивно ведёт к росту и общей агрессивности, и меланизма, суперстабилизируя по нему окраску [Трапезов, 2007]. Это нередкий меланизм сизарей и других «городских» видов, плотно-зависимый и коррелирующий со структурой урбосреды [Фридман, Ерёмкин, 2009, с.56-57, 61]. Меланисты лучше действуют в условиях неопределённости: они психологически

⁸⁹Их популяция в г.Сан-Диего (Калифорния) существует лишь с 1983 г., на территории кампуса Лос-Анджелесского ун-та, прочие — в горных сосновых лесах. См. Eric Vance. How Juncos Changed Their Migration, Behavior, and Plumage in a Matter of Decades// All about birds. The Cornell Lab of Ornithology. 9.01.2020. <https://www.allaboutbirds.org/news/how-juncos-changed-their-migration-behavior-and-plumage-in-a-matter-of-decades/>

устойчивее, спокойней, менее импульсивны, лучше «дозируют» по цели агрессию или исследовательское поведение. Черночеканная морфа сизаря адаптивней при высокой плотности колоний, со стратегией «собирателей» и «помоечников», кормящихся поблизости от них во дворах и «пешком». «Дикий тип» адаптивен при разреженном гнездовании и/или стратегии «летунов» [Ксенц, 1983, 1987, 1990, цит.по: Фридман, Ерёмкин, 2009]. Отбор по поведению в опытах Д.К.Беляева иногда также ведёт к меланизму: таковы норки, отобранные на повышенную агрессивность [Трапезов, 2014]. Сходство их с сизарями-меланистами, однако, сугубо внешнее: за вычетом «почернения» они разнятся буквально во всём. У норок-меланистов рост агрессивности общий и повсеместный, они неспособны её дозировать, также как стресс, почему, вопреки меланизму, к жизни в скученности приспособлены хуже, а не лучше⁹⁰. Меланизация сизарей сохраняет видовую структуру окраски, просто как бы заливают её паттерн всё более интенсивным чёрным цветом. У норок, наоборот, меланизация данный паттерн ликвидирует вовсе. Сперва исчезают пегости, затем «почернение» сближает любые градиенты окраски (если те и другие были), а дальше захватывает язык, слизистую рта и другие признаки, в норме неокрашенные у данного вида и даже у рода. И

⁹⁰Поэтому у молодых особей разных видов птиц (ворон, усатая синица *Panurus biarmicus*, синехвостка *Tarsiger cyanurus*, соловей-красношейка *Luscinia calliope*) содержащихся в группах, почернение зева и вообще установление его «взрослой» окраски в первую очередь происходит у особей, занимающих верхние ступени в иерархии, если они выбирают более раннее начало размножения.

Особенно показательны данные по синехвостке. Здесь младший самец, гонады которого «в среднем» должны развиваться медленнее и позже, начал токование раньше более старшего самца. Пропорционально росту брачной активности у него развивалась черноватая окраска зева (с некоторым отставанием от первой, почему видно, что здесь причина, что следствие), вплоть до полной потери розовой окраски, характерной для молодых. В больших стаях воронов почернение ротовой полости раньше начинается у птиц более высокого ранга, но только после образования «подростковой парочки» и начала ухаживания в ней. Поскольку скорость образования пары и развитие ухаживания в среднем также коррелируют с рангом, более высокоранговые птицы в первую зиму жизни имеют и более чёрный зев, у низкоранговых он остаётся розовым.

У усатой синицы в зависимости от брачной активности и социального статуса развиваются фиолетовые пятна на языке (самцы), или рамфотека меняет окраску с соломенной на почти чёрную (самки). У соловья-красношейки по мере токования увеличиваются асимметричные фиолетовые пятна на языке, а свинцово-серая с розовым оттенком окраска зева отступает в пользу сине-чёрной. Также изменяется окраска надклювья и подклювья. См. «Что первично, поведение или состояние животного?», <https://wolf-kitses.livejournal.com/176217.html>.

Почернение, созданное урбанизацией, контрастирует с описанным выше, ибо происходит у всех «городских» птиц (или всех данной морфы) безотносительно к социальной дифференциации в группировках. Это даёт независимое подтверждение выводу, что в «городских» популяциях все особи обретают качества (смелость, склонность к исследованию и пр.), в исходных присущие только «лучшим», выигрывающим конкуренцию, см. главы 3 и 5.

наоборот: у «городских» юнко в Сан-Диего голова темнеет там же, где она темней у других форм *J.hyemalis* и/или других видов *Junco* (или лишь у самцов этих видов⁹¹).

Иными словами, урбанизация следует гомологическим рядам по этому признаку, присущим данному таксону в природе (только много быстрее репрезентирует новые члены ряда), domestикация наоборот. Она создаёт феномены, исключительно редкие у данного вида или рода в природе, при параллельности инноваций, создаваемых беляевским отбором в двух противоположных направлениях — на дружелюбие (собственно domestикация) и рост агрессивности. Темноязыкость у хищных млекопитающих крайне редка, но появляется в обоих отборах Д.К.Беляева (черный язык норок и синий у чау-чау). Можно говорить об одном и том же синдроме при domestикации и отборе на агрессивность, просто развёртывающемся в противоположные стороны. Его природный аналог — потемнение зева у молодых птиц при взрослении и переходе к размножению — сходен лишь внешне: затрагивает только отдельные признаки, не все подряд, и, главное, зависит от социальной ситуации и собственного выбора особи.

2.7. Кандидатные гены урбанизации не задействованы в domestикации

Анализ генов, оказывающихся «под отбором» при урбанизации, с одной стороны, и при domestикации, с другой, показывает: 1) это разные гены; 2) их генные варианты, «поддерживаемые» селективным давлением в том или другом случае, связаны с разрешением существенно разных проблем приспособления. Следовательно, оба процесса «запускаются» разными стрессорами и «на выходе» создают разные адаптации. Какие именно, мы анализируем далее⁹².

Два кандидатных гена урбанизации (**DRD4**, **SERT**) участвуют в оптимизации выбора поведения в проблемной ситуации: задача, критически важная для «городских» птиц, «лесным» достаточно следовать видовым стереотипам. **DRD4** и **SERT** задействуются в её двух аспектах, дополняющих друг друга: отношении к новизне, воспринимаемой как

⁹¹См. <https://en.wikipedia.org/wiki/Junco>

⁹²Это не значит, что различны и общие наборы генов, попавшие под отбор при domestикации и урбанизации. Наборы генов, демонстрирующих общий тренд отбора или дифференциальную экспрессию в этих двух случаях, могут перекрываться. Однако, во-первых, всегда есть специфичные гены, присутствующие в одном наборе и отсутствующие или слабо затронутые в другом. Во-вторых, общая практика сравнения полногеномных паттернов экспрессии показывает, что обычно различий здесь меньше, чем общего сходства. Что и привело к постгеномному кризису понятия гомологии (см. главу 2.10).

потенциальная опасность (включая способность устойчиво действовать в этих условиях), и дифференциация реальной опасности от «просто беспокойства», с ростом резистентности к последнему (глава 5). «Городские» особи постоянно оказываются в обоих, а отреагирование ситуаций, разрешающее проблему или использующее её на благо животного, происходит при аномально высокой нестабильности, изменчивости и гетерогенности среды. В этом суть средового стресса в урболандшафтах, их коренное отличие от других «рукотворных», а тем более от природных [Фридман и др., 2016, рис.5].

В урбопопуляциях разных видов показан отбор вариантов **DRD4** и **SERT**, облегчающих оба аспекта оптимизации выбора [Müller et al., 2013ab, 2014, 2017; van Dongen et al., 2015; Riyahi et al., 2015; Holtmann et al., 2016]. Данные изменения независимы в разных «городских» популяциях, образуя гомологические ряды как между ними, так и между разными видами. Направленное накопление «городских» вариантов **SERT** и **DRD4** фиксируется не везде: в части изученных урбопопуляций оно запаздывает, подтверждая вывод о том, что при урбанизации генетические изменения сильно отстают от морфологических, а тем более эколого-поведенческих, поскольку все три связаны с адаптацией общего значения, к урбосреде как таковой, и только попутно — к отдельным существенным воздействиям в ней.

Ген **SERT** связывают с подавлением стресса, обычно возникающего при многозадачности, необходимости переключения между действиями, при столкновении с новым и необычным. **SERT** — ген серотониновой стресс-лимитации, он облегчает перенесение всякого стресса (так называемая серотониновая эйфория), в том числе при исследовании нового и необычного «вопреки» усилению разнотипного беспокойства и «возмущений» среды. Чем облегчается существование в ней на каждом этапе освоения города «дикими» видами: начальных, когда это мощный стрессор, сдерживающий рост будущей «городской» популяции везде, кроме небольшого спектра «стартовых» биотопов, и конечных, когда этот рост активно идёт, а птицы не только успешно решают проблемы «городской жизни», но и всё больше обращают её обстоятельства себе на пользу [Riyahi et al., 2015, 2017]. Это верно и для «городских» изменений гена **DRD4**, почему оба они суть адаптации общего значения.

На селекцию урбанизацией **SERT** отвечает быстрее всего. Дивергенция «городских» популяций чёрного дрозда от «лесных» затрагивает экзонный микросателлит, показывающий признаки положительного отбора в 10 популяциях из 12 изучавшихся. В городских популяциях *T.merula* сравнительно с реликтовой частота основного аллеля снижена, а гетерозигот повышена: специфического «аллеля региона» не выявлено даже среди редких, т.е. это параллельные изменения под

действием отбора [Müller et al., 2013a; Garroway, Sheldon, 2014]. Видимо, их «городские» аллели обеспечивают большую резистентность к тем ситуациям и объектам, на которые *не надо* реагировать (преобладающим в потоке событий вокруг), чем позволяют избегать ущерба и устойчиво существовать «внутри» давки и суматохи городской жизни. Благодаря им «городские» птицы «равнодушной» к последней, «сельские» при тех же воздействиях чаще всего отлетают прочь и сильно стрессируются, если остались на месте. Значительно меньше они задействованы в ситуациях, действительно связанных с «обращением Савла в Павла» — доброжелательностью к объектам, ситуациям и воздействиям, раньше вызывавшим лишь тревожно-оборонительную реакцию. Поэтому **SERT** (вместе с **DRD4**) вносит вклад в большую смелость как у «городских» популяций сравнительно с «сельскими» и «лесными» (данные по чёрному дрозду [Müller et al., 2019], большой синице [Timm et al., 2019]), так и у популяций, освоивших новые территории за пределами основного ареала. У лесных завирушек в Новой Зеландии избирательно накапливаются варианты **SERT**, связанные с большей смелостью, сравнительно с британскими птицами [Holtmann et al., 2016]. У людей ген обуславливает тревожность и связанные с ней формы поведения, причем для различных аспектов тревожности влияния разных аллелей на фенотип могут быть как независимыми, так и зависимыми от локальной обстановки. На её фоне, в свою очередь, могут появляться или исчезать связи аллелей с признаками организма, определяемыми другими генами. Сама же тревожность — прямое следствие нестабильности среды [Савостьянов и др., 2014].

Неслучайно **DRD4** и **SERT** считают «генами индивидуальности», «биологической» подосновой выделения в популяции альтернативных стратегий поведения. Их разделение, в свою очередь, «оформляет» индивидуальность птиц, специализирующихся как «носители» этих альтернатив. Именно в городских популяциях первое проявляется ярче всего, как и дихотомия «носителей»: «быстрых» vs «медленных исследователей» у синиц, «черночечаных» сизарей vs «дикий тип» и пр. [Fidler et al., 2007; Фридман, Ерёмкин, 2009]. В «городских» популяциях больших синиц и черноголовых гаичек значимо больше «быстрых исследователей» («*fast*» *explorers*). Будучи помещёнными в новое пространство, они осматривают его интенсивнее (быстрее движутся, чаще перемещаются), но «поверхностней» (чаще возвращаются к уже осмотренному). Им противопоставляются птицы, обследующие медленней, но много тщательней («*slow*» *explorers*). «Медленные исследователи» преобладают в исходных популяциях: «быстрые» смелее, агрессивнее, но и стереотипнее, склонны к копированию кормовых методов других птиц, «медленные» осторожны, робки, но инновативны и кормятся самостоятельно. Проблемные ситуации первые разрешают

активным действием, вторые — пассивным переносом (проактивная vs реактивная тактики) [Sih et al., 2004; Thompson et al., 2018].

Большая интенсивность перемещений (в том числе энергозатратных, вроде полётов и перепархиваний), увеличение порывистости каждого из них и зигзагообразности общей траектории прямо связаны с лучшей ресурсообеспеченностью в городах⁹³, резко расширившей возможность «активного бездельничанья». Эти черты индивидуальности наследственны, как и другие анализируемые здесь: отбор по ним в 4-х поколениях больших синиц был успешен и усилил их взаимную альтернативность [Fidler et al., 2007; Riyahi et al., 2015, 2017; Baugh et al., 2017]. Скорей всего, в урбосреде важны оба варианта, но более выраженные, чем в исходных биотопах: отсюда отбор, производимый урбанизацией. У больших синиц и черноголовых гаичек постепенно вырисовывается связь альтернатив «быстрых» vs «медленных исследователей» с трейд-оффом между скоростью и точностью решения проблемных задач и задач на социальное обучение [Lefebvre, Aplin, 2017]. У первых преобладает скорость, у вторых точность, почему внутри города они «сортируются» между разными элементами урболандшафта [Sprau, Dingemanse et al., 2017].

Наследуемость обоих вариантов индивидуальности также возрастает при урбанизации, в том числе потому, что среди влияющих на неё генов наиболее значимы именно **SERT** и **DRD4**. Последнее подтвердилось экспериментально. Кратковременное воздействие антагонистов рецепторов дофамина для **D1** и **D2** метаболических путей (последний включает рецептор **D4**) немедленно изменяло индивидуальность астрильдов *Estrilda astrild*. Блокирование **D2** снизило социальность (время, проводимое у зеркала в соответствующем тесте, и двигательную активность перед ним). Экспериментальное увеличение активности **D2**-пути действовало противоположно: повышало подвижность в социальном контексте (у зеркала), но снижало в других; **D1** — увеличивало время, проводимое у кормушки, и интенсивность питания. Эти манипуляции также разрушили исходную корреляцию (более подвижные астрильды менее социальны) [Silva et al., 2020]. Именно урбанизация разрушает поведенческие синдромы, присущие «сельским» особям: исчезновение связей между составляющими их качествами позволяет каждому из них меняться независимо от всех прочих при освоении данным видом данного города (глава 5). Накопление «городских» вариантов обоих генов, видимо, есть функция времени от начала урбанизации вида и успешности её в данном городе.

⁹³как минимум взрослых. Маленькие птенцы могут страдать от нехватки животных белков как раз когда они нужнее всего, вследствие достаточно частых случаев меньшего обилия голых гусениц и другого массового корма в городских биотопах [Seress et al., 2018].

Третий ген, *ADCYAP1*, связан с биоритмами и изучен куда слабее. Он, скорее всего, вовлечён в снижение перелётности птиц «городских» популяций, особенно урбанизирующихся «через зимовку», и/или в «раздвигание» временных границ сезона размножения с освоением урбосреды. Возможно, он не включается в урбанизацию оседлых видов и/или видов птиц вне умеренного пояса.

Влияние *DRD4* и *SERT* на поведение неплохо изучено (в основном, правда, на людях врачами), позволяя строить предположения о функции вариантов, накапливаемых в «городских» популяциях отбором. *DRD4* задействован в лучшей дифференциации ситуаций и оптимальном распределении времени между конкурирующими задачами. Он также связан с приоритизацией внимания, категоризацией происходящего (собственно лишь на людях можно количественно изучать эти характеристики), объёмом оперативной памяти, что (среди прочего) определяет участие его «городских» вариантов в усилении переключаемости и многозадачности у птиц, также как «длинных» аллелей гена сравнительно с «короткими» у человека⁹⁴. Это же верно для млекопитающих. Так, «городские» койоты *Canis latrans* в Чикаго смелее и агрессивней, чем «сельские» (в том числе к человеку), при снижении индивидуальной повторяемости и росте контекстуальности обоих характеристик, особенно второй. В отличие от «сельских» зверей, изменения смелости и агрессии не коррелируют между собой у «городских» койотов [Wurth, 2018]. Однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) в третьем экзоне гена *DRD4* у людей и других млекопитающих связаны с межиндивидуальной изменчивостью по уровню неофилии.

DRD4 жёстче связан с чертами индивидуальности у воробьиных Passeriformes, нежели у прочих птиц (однако у ряда видов такой связи не найдено, либо, как у большой синицы, она найдена лишь в ряде популяций⁹⁵). В этом качестве он влияет на страх и его противоположность — стремление к новизне и исследованию. У воробьиных он и эволюционирует быстрее всего. Исследованиями индивидуально меченых особей мухоловки-белошейки *Ficedula albicollis*, чёрных лебедей, лесной завирушки показана связь вариантов *DRD4* с межиндивидуальной вариабельностью дистанций взлёта [Garamszegi et al. 2014; van Dongen et al. 2015; Holtmann et al. 2016, обзор см. Blumstein,

⁹⁴Аллелей с большим и малым числом повторов. Эта характеристика есть не у всех млекопитающих и часто отсутствует у птиц, но переносить результаты с одного вида на другой позволяет общая локализация повторов или полиморфизмов в экзон-интронной структуре гена *DRD4*, функции экзона которого известны.

⁹⁵Этим они сходны с людьми, у которых общая связь *DRD4* с чертами индивидуальности может сильно (и что гораздо интересней, локально-обстановочно) варьировать у разных популяций и для разных черт. Связь перестраивается гибко и контекстуально, но нет её жесткого синдрома.

2019]. Сокращение дистанций отражает резистентность к общему беспокойству в урбосреде, способность выделить в потоке событий главное и/или требующее немедленного ответа, и сразу отреагировать на него, переключив поведение без «инерции», обычной для «лесных» птиц (главы 3, 5).

Отсюда естественна связь **DRD4** с урбанизацией вида. Чёрные лебеди вокруг Мельбурна значительно осторожней, чем в городе, их реакция страха и бегства гораздо инерционней, они отлетают дальше и пр.; «городские» особи у большинства видов птиц отличаются именно этим [Miranda, 2017; Фридман, 2018; Liker, 2020]. В городе они подпускали ближе и были устойчивей к беспокойству: разница связана с межпопуляционным различием генотипов **DRD4** [van Dongen et al., 2015]. Связь определённых вариантов этого гена с урбанизацией уже установлена у шести видов птиц (у наполеонова бархатного ткача *Euplectes afer* — с созданием популяций на новых территориях птицами, улетевшими из неволи [Müller et al., 2014, 2017]). Так, в 4-х городских популяциях большой синицы (595 птиц) из Дании в отсековированном гене **DRD4** найдено 98 однонуклеотидных замен (SNP), ассоциируемых с изменением поискового поведения. Они связаны как с кодирующими, так и с некодирующими участками, первые несут следы позитивного отбора. Наибольшая ассоциация с изменением поисковой активности — с SNP экзона 3 (особенно в 830й позиции), поменьше — с SNP экзонов 2 и 4 (рис.7). Изменения шли параллельно во всех урбопопуляциях, максимум ассоциаций отмечен в городах Вестерхейде и Ловерсмер. Там же, но не в «лесных» поселениях (Boshoeck и лес Витам, глава 2.3) они связаны и с исследовательским поведением [Müller et al., 2013b].

Лабораторная селекция в пользу стратегии «быстрого» или «медленного исследования» у больших синиц всего за 4 поколения меняла частоту вариантов SNP830T, в гене **DRD4**, но не инделя 15, взятого для контроля. То есть, разные аллели SNP830 способствуют проявлению разных типов стратегии и/или индивидуальности: С/С — второй, С/Т и Т/Т — первой. Видно доминирование «быстрого исследования» над «медленным». Сходные изменения частот данных вариантов отмечены при селекции за и против «быстрого исследования» относительно неселектированной популяции [Fidler et al., 2007]. Современный город гетерогенен настолько, что обе стратегии поведения (или типы индивидуальности) больших синиц нашли там себе место, «сортируясь» между участками урболандшафта с разным характером беспокойства. Одновременно при урбанизации вида носители разных стратегий отбираются на большую выраженность каждой из них, вызванную в том числе отмеченным изменением гена **DRD4** (о чём говорит и вышеуказанный общий рост частот полиморфизмов в третьем экзоне, и в

позиции SNP830 в урбопопуляциях). Об этом говорит и отбор в лаборатории, и выявленное там полное доминирование: при неполном эта выраженность была бы ниже.

Отбор «городских» вариантов *DRD4* больших синиц сопровождается и эпигенетическими изменениями. В урбопопуляциях уровень метилирования CPG-островов в его промоторе и экзоне 3 (содержит два CPG-острова, один из которых заходит в интрон 3) был значимо, хотя и не сильно, выше в образцах ДНК как из мозга, так и из крови (на $\approx 1\%$). CPG-острова промотора данного гена метилированы (8%) относительно экзона 3 *DRD4* (93%) равным образом в городских, так и в исходных популяциях. Промотор *SERT* беден CPG. Метилирование одного динуклеотида CPG в позиции 288 п.н. от начала транскрипции, коррелирует с интенсивностью исследования у «городских» птиц. Полиморфизм SNP234, расположенный внутри минимального промотора *SERT*, коррелирует с поведением поиска новизны в неволе. Аллель, усиливающий последнее, чаще встречается у «городских» синиц [Riyahi et al., 2015].

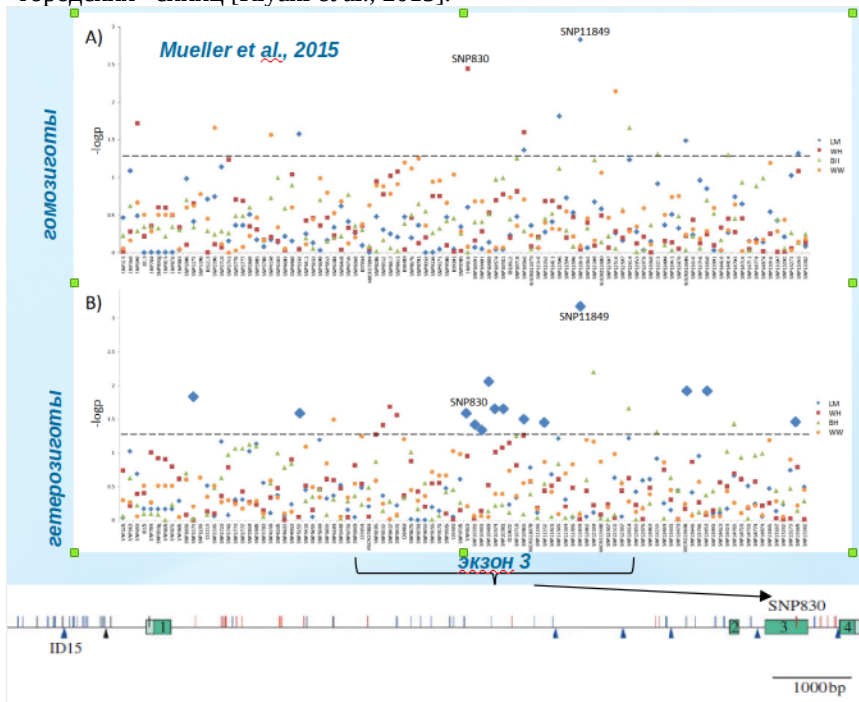


Рисунок 7. Ген *DRD4* «городских» больших синиц: CPG-острова и SNP, по которым идёт отбор.

Вообще, метилирование ДНК а) различается между городскими и исходными популяциями, включая локусы **DRD4** и **SERT**; б) как минимум у больших синиц, дарвиновых вьюрков и кроличьих сычей связано с поведенческими различиями между ними; в) анализ их транскриптомов показывает устойчивые различия в профилях экспрессии множества разных генов между «городом» и исходными биотопами [Riyahi et al. 2015; Verhulst et al. 2016; Watson et al., 2017; McNew et al., 2017]. Что говорит о значимости эпигенетических различий для канализации изменений, связанных с их освоением. Последнее согласуется с важностью стресса, особенно в раннем онтогенезе, для программирования изменений, повышающих устойчивость существования в будущей среде обитания [Suslov, 2013; Суслов, 2014; Роговин, 2019].

Наполеонов бархатный ткач разводился в клетках. Птицы, бежавшие из неволи, с 1984 г. создали «городские» популяции в Испании, с 1992 г. в Португалии. В обоих отмечен отбор по гену **DRD4** в 16 разных SNP и связь отбираемых SNP с решением проблемных задач в условиях новизны. Отловленных птиц выдерживали в клетках, после чего предъявляли два незнакомых объекта, съедобный и нет. В ответ большинство из них просто усиливало ненаправленную активность, хотя не отступало или показывало страх, как «сельские» особи. Меньшинство, напротив, снижало активность и скупно, но целенаправленно исследовало предметы визуально, либо манипулировало с ними. Наибольшая связь с этой более сложной реакцией выявлена в Португалии у SNP449 и SNP698, в Испании — у SNP449 [Müller et al., 2014].

В случае SNP830T → C у синиц не возникло ни новой стратегии, ни комбинаторики старых. Что бывает, когда это имеет место, показывает исследование связи аллелей **DRD4** («длинные» — 4 повтора vs «короткие» — 2 повтора) с избранными стратегиями карточной игры и готовностью селиться в зоне очевидного риска, близ вулкана Мерапи в Индонезии (хоть опасно, но земля плодороднее). Стратегия ва-банк (рисковый игрок: большие ставки, готов всё поставить на карту, чтобы либо выиграть, либо всё потерять) коррелирует с гомозиготой по «длинным» аллелям **DRD4**, нерисковая стратегия (малые ставки: выигрыш невелик, но и проигрыш тоже) — с гетерозиготой. Гомозиготы по «коротким» аллелям ассоциированы с третьей стратегией игры. Игроки делают и большие, и малые ставки, размер ставки в выборке игроков варьирует⁹⁶. Вокруг вулкана Мерапи соотношение стратегий игры и генотипов выглядит как 50% нерискующих игроков (4/2 повтора), ≈23% из выборки с варьирующими ставками (2/2 повтора) и ≈27% ва-банк (4/4 повтора). Вдали от него ва-банк и нерискующих ≈по 42%, остальное — игроки из

⁹⁶В тесте на стратегию та не влияла на выигрыш, он был случаен.

выборки с варьирующими ставками. Аллель с четырьмя повторами реже встречался в зоне риска (48%), чем вдаль от вулкана (59%), с двумя наоборот (48% и 36%), остаток – минорные аллели с другим числом повторов [Faurie et al., 2016]. Видна невыгодность варьирующей ставки в Индонезии, хотя невыгодность можно снизить, если жить у вулкана. Среди поселившихся там будут и больше готовые рисковать, переехав туда (коль не родились у Мерапи), и более осторожные, готовые не задумываясь бросить всё при первых признаках извержения. Более выгодна стратегия ва-банк, хотя наиболее выгодна всё же вдаль от вулкана: её приверженцы скорее поселятся там, скорее и фатально недооценят риск извержения. Резюмируя, выгоднее всего рисковать минимально, что выражено сильнее всего опять-таки у вулкана, в зоне наибольшего риска.

В отличие от синиц здесь гетерозиготы не просто демонстрируют одну из поведенческих альтернатив (как бы суммируясь фенотипически с одной из гомозигот), но связаны с новой комбинаторной стратегией⁹⁷. В конкретной обстановке исследования все три стратегии «выстроились» по градиенту риска, чем «подчеркнули» неповторимость каждой из них. Эта трихотомия несводима к тривиальному дизруптивному отбору или гетерозису⁹⁸. Ещё интересней была бы ситуация множественного аллелизма и/или эпистаза, особенно на фоне более разнообразного ландшафта риска, чем близ вулкана, где можно лишь уйти или остаться. Здесь каждый из >2 типов совладающего поведения может быть адаптивно ценен и сам по себе, и как ещё один фактор разнообразия такого ландшафта, меняющий ценность других типов совладения (как при «сортировке» особей с разными поведенческими потенциями, глава 2.3-2.4).

Другие исследования млекопитающих (прежде всего верветок, собак, наконец, людей – существуют дизайны опыта для взрослых, детей, бессловесных младенцев, и этно- и геногеография) также говорят о

1) связях разнообразия аллелей **DRD4** (и/или генов, работающих с **DRD4**) с готовностью к риску и неофилией, выбором стратегий совладения, с успехом в комбинативных играх (а у людей и в выявлении ключевых слов), с тревожностью от встречи с новым объектом и тревожностью от повторной встречи, наконец, с поведением при решении задач: “быстрый” vs “медленный” поиск, импульсивность (помехи отвлекают от задачи) vs выдержка (решая задачу, на помехи могут взять поправку), поиск удовольствия, когда и неудача, и успех ингибирует

⁹⁷Это не неполное доминирование, иначе их стратегия была бы промежуточной.

⁹⁸который давал бы преимущество равно в рискованной и нерискованной зонах.

деятельность vs. погоня за удовольствием, когда и то, и другое стимулирует и т.д.;

2) локально-обстановочной селективной ценности вышеуказанного разнообразия, о сортировке и (со временем) отборе генотипов по уровням разнообразия и/или непредсказуемости среды;

3) множественном аллелизме и/или эпистазе указанного разнообразия — общий или близкий фенотип развивается параллельно: как на идентичных, так и разных генотипах;

4) указанное разнообразие никак не влияет на базовый интеллект, врождённый или выученный, в последнем случае облегчая лишь ситуативную комбинаторику и/или приоритезацию воспоминаний при поправке на обстановку, но не влияя на способность как ранее запоминать, так и сейчас вспоминать.

Антропогенез сходен с урбанизацией «диких» видов тем, что создан направленной инвазией особей во всё более экстремальную среду — сперва в саванну из лесов по градиенту их фрагментации, затем по всем средовым градиентам саванн с освоением спектра биотопов от полупустынь до побережий рек и морей. Результат — освоение всей Африки, выход из неё и поход разными путями на самую линию Уоллеса (эректусы) и за неё (сапиенсы). В обеих инвазиях психика индивидов приспособляется к нестабильности, гетерогенности и изменчивости среды на уровне, не то, что в исходных, но порой и в недавно освоенных местообитаниях им незнакомом, то есть эволюция идёт вместе с экспансией (глава 3).

Сортировка и отбор среди аллелей **DRD4** и комбинаторных эпистатических комплексов генов, работающих с **DRD4** — логичный путь генетической адаптации при инвазиях «вверх по градиенту» экстремальности среды. Домашние животные, наоборот, эволюционируют по «изолиниям» этого градиента (охотничьи, служебные, пастушьи собаки — у какой группы пород служба экстремальнее?) или даже по нему вниз (овцы, морские свинки и т.д.). «Вверх» по градиенту домашних животных «ведёт» человек, о чём говорит эволюция **DRD4** у собак [Niimi et al., 2001; Nara et al., 2004; Hejjas et al., 2007; Wan et al., 2013].

Так, у немецких овчарок в Венгрии налицо эпистаз: одни и те же аллели **DRD4** дают разный фенотип на разном генетическом фоне. У псов с домашним типом поведения отсутствовала связь между активностью или импульсивностью деятельности и аллелизмом по повторам в экзоне 3 **DRD4**, её демонстрировали лишь псы с полицейским типом поведения из полицейского питомника и сходные с ними овчарки из Будапештского отдела этологии. Гомозиготы по «коротким» повторам (2R) показывают значительно меньшую активность и импульсивность поведения сравнительно с гетерозиготами и гомозиготами по «длинным» повторам: здесь это два

варианта 3R [Hejjas et al., 2007]. Это интересно сравнить с данными по выборке финнов, отслеженных с раннего детства до 14 лет. Разница по реакции на новизну между носителями коротко- и длинноповторных аллелей **DRD4** здесь фиксируется лишь в неблагоприятной среде: воспитании в строгой дисциплине и эмоциональной черствости к поведению ребёнка [Keltikangas-Järvinen et al., 2004]. У служебных собак формирование полицейского типа поведения, и вообще любого желательного, идёт как дрессурой (≈воспитанию у людей), так и прямым отбором. В пределе собака «выдаёт» породное поведение без дрессуры, как у промысловых, оленегонных и ездовых лаек, где отбор по экстерьеру до недавнего времени не интерферировал с отбором по рабочим качествам пород (кстати, и при доместикации лис).

С XIX века для многих пород рабочие качества и вообще поведение оценивались лишь при наличии определённого экстерьера, с отбраковкой отклонений от «типа». Европейский расизм, связывающий человеческие качества с деталями внешнего облика, проник и в собаководство: считалось, что «должный» экстерьер надёжней всего обеспечивает «должное» поведение в «должных» обстоятельствах [Гийо, 2019]. Недавний анализ показывает, что собаки разных пород в целом сходны по поведению, приписываемому им людям — хозяевами и заводчиками, наследуемость межпородных различий невелика (в среднем 9%, максимум у готовности слушаться команд хозяина и общительности), большая часть изменчивости поведения создана воспитанием [Morrill et al., 2022]. У человека естественный отбор непрямой, телесность индивидов, их физиология, морфология и генетика «подгоняются» под меняющуюся социальную и когнитивную нишу, посредством общинных, национальных или государственных традиций воспитания подрастающего поколения. Сравнительно с человеком собаки и тем более большие синицы короткоживущи, у них нет свойственных нам изменений отношения к новизне (и её связи с вариантами **DRD4**) с возрастом или социальным статусом [Gelernter et al., 1997]. По этой причине данную связь так и не выявили в долговременном Балтиморском эксперименте для разнополой группы людей среднего возраста [Vandenbergh et al., 1997].

Множественный аллелизм гена **DRD4** исследован у собак и людей. Аллелизм по повторам в экзоне 3 у сибирских хаски богаче, чем у 23 прочих пород [Niimi et al., 2001; Nara et al., 2004; Hejjas et al., 2007], что прямо связано с использованием их как ездовых. Служебных или пастушьих собак в основном отбирали на действия небольшими группами конспецификов⁹⁹ или в паре с человеком, ездовые работают (часто и

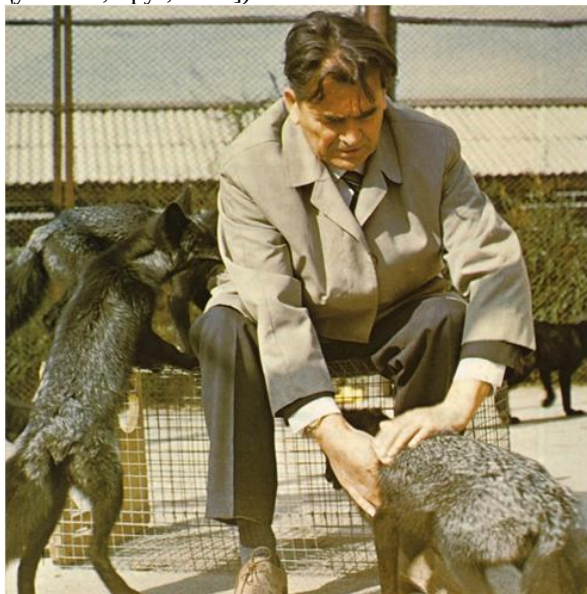
⁹⁹Волк, однако, из «конспецифика» стал главным врагом. У пастушьих собак отбор поощрял агрессию к «ближайшему на них похожему», она подавлена лишь у пород, сформированных в отсутствие волков (колли, шелти, бельгийская овчарка).

содержатся) в коллективе, отбираемом на выносливость и невозмутимость в работе. Что бы ни случилось, упряжка должна продолжать бег (благоприятствует этому обстановка (что надо использовать), мешает или появилась возможность сменить задачу). Частота генотипов 2R у хаски низка, «длинных» повторов (5, 8 и гетерозиготы по ним) высока: здесь они сходны с волками, подтверждая генеалогию породы [Wan et al., 2013]. «Длинные» повторы не найдены в венгерской популяции немецких овчарок [Hejjas et al., 2007], но зато есть в японской [Ito et al., 2004].

Хотя бы один «короткий» аллель в генотипе хаски повышал оценку активности-импульсивности поведения, делал его «более домашним» в «батарее» поведенческих тестов. Вместо того, чтобы, заметив незнакомого человека, продолжать прежние действия в его присутствии, эти хаски искали контакта с ним самостоятельно и/или ориентируясь на дружелюбие хозяина. Из всей «батареи» для проблематики книги важней всего тест приветствия (англ. *Greeting Test*): к собаке на длинном поводке, в присутствии хозяина подходит незнакомец, дружелюбно заговаривает с ним и с собакой, гладит её. Если реакция пса дружелюбна, он отходит и пытается подзвать собаку либо проводит другие манипуляции, вплоть до взятия проб слюны [Wan et al., 2013]. Сходно тестируются поведение человеческих младенцев (приближение незнакомца → улыбка и дружелюбный разговор → попытка контакта → попытка мягкого ограничения свободы) [Lakatos et al., 2003] или лисиц, норок, крыс в доместикационном эксперименте [Трапезов, 2014, 2020; Дугаткин, Трут, 2019]. Однако в первом (частью и втором) случае тестируемые имеют свободу выбора: одновременно с тестом могут в знакомой обстановке продолжать/проявлять всякое поведение из большого и *обычного для них* репертуара, с тестом не связанного, в разной мере отслеживая ситуацию, реагируя на незнакомца и/или пользуясь «социальными подсказками» хозяина либо взрослого у младенца. В третьем случае свободы выбора нет.

Лис и крыс тестируют прямо в клетке (месте настолько же знакомом, насколько ограничивающем репертуар поведения), норок — в клетке, примыкающей к домику, где может быть симитирован тест открытого поля (пол расчерчен на квадраты). Скрыться в домик тестируемые норки не могут. Они, как и «беляевские» лисы или крысы, не могут во время теста проявить (продолжать) поведение, не связанное с последним. Даже отказаться от контакта с человеком можно лишь безраздельно сосредоточившись на активном или пассивном избегании (**рис.8**) — от поведенческих демонстраций до отступления в угол клетки или навал на её дверцу (лисы). В обстановке, сравнимой с тестом приветствия, общаются с человеком только самые высокодоместидированные лисы — в вольере вокруг Беляевского домика и в нём самом на ферме ИЦиГ СО

РАН. Животных туда помещают или они там рождаются и растут (рис.8, также см. [Дугаткин, Трут, 2019]).



А.



Б.



В.

Рисунок 8. Различные аспекты доместикационного эксперимента. **А.** Д.К. Беляев с ручными лисами у домика. **Б.** Крайнее выражение страха перед человеком у «дикой» лисицы. Видно отсутствие выбора: животное всё бросает, лишь бы уйти подальше, но боится повернуться спиной к человеку, чтобы залезть выше на сетку. **В.** Доместичированные лисицы сохраняют это отсутствие выбора: всё бросают, только чтобы бежать к человеку, а не от него.

Источник иллюстраций. Генетический эксперимент века. Моделирование микроэволюционного процесса у млекопитающих: отбор на доместикационное поведение. Сост. А.В.Харламова (текст), Н.А.Колчанов (предисловие). Новосибирск: РИС ИЦИГ СО РАН, 2014. 35 с. А-В - рисунки первый в Предисловии, 26 и 7 в основном тексте.

Хаски с «длинным» аллелем не игнорировали незнакомца, но и не стремились к контакту [Wan et al., 2013]. Служебные или ездовые собаки отбираются именно по данному поведению. Оно же предпочтительное (если не единственно возможное) для «городских» птиц, вынужденным и отслеживать новизну, и продолжать жизненно-важную деятельность на её фоне. При этом подвижность и общительность животного не страдают — ни у тестируемых хаски [Wan et al., 2013], ни у птиц (глава 5). Однако хотя бы в одной (венгерской) популяции немецких овчарок отбор «сдвинул» детерминацию подобного поведения с «длинных» на более «короткие» аллели **DRD4** вследствие общего обеднения аллельного репертуара экзона

3 [Hejjas et al., 2007]. Здесь налицо гомологические ряды Н.И. Вавилова между «длинными» и «короткими» аллелями **DRD4** из разных популяций: внутри каждой из них те и другие «кодируют» не сходный, а фенотипически полярный признак.

Данные гомологические ряды зафиксированы и у *Homo sapiens*. У европейцев синдром гиперактивности-дефицита внимания (как станет понятно ниже, это компонент «быстрого исследования», присущего также «городским» птицам, глава 5) ассоциирован с несчастным, но и не редким у них 7-повторным аллелем экзона 3 (**DRD4*7R**), у этносов Дальнего Востока (но не его арктического сектора) — с частым там 2-повторным [Chang et al., 1996]. Среди японцев показатели поиска новизны (≈стратегии «быстрого» исследования) у гомозигот **DRD4*5R** значимо выше, чем у гомозигот **DRD4*2R** и **DRD4*4R**. Генотип **DRD4*7R** здесь не выявлен¹⁰⁰, поэтому значимой связи не найдено при способе группировки выборки, отработанном на европейцах, где **DRD4*7R** нередок («короткие» аллели против «длинных») [Reist et al., 2007; Tsuchimine et al., 2009]. Вообще у японцев роль «европейского» **DRD4*7R** в поиске новизны и отношении к ней отчасти играет **DRD4*5R** [Takeuchi et al., 2015], а отчасти он делит её с **DRD4*2R** [Chang et al., 1996]. В этносах Дальнего Востока, обладающих **DRD4*7R** (корейцы, филиппинцы), с ним наиболее сходен по фенотипическим проявлениям именно **DRD4*2R** [Reist et al., 2007]. В связи с чем показательны существенные различия аллельного репертуара у этносов Индии с их исторически высокой эндогамией и сложной историей. При общем падении частоты 7R с запада на восток, потомки традиционных индусских каст сохранили богатый репертуар аллелей (от 2R до 7R; у маратхов добавлен 9R). У мусульман же не выявлены 5R и 7R (кроме запада Индии, где частоты 7R низки), у монголоидных манипури ещё и 6R [Ghosh, Seshafri, 2005; Bhaduri et al., 2007]. У лабораторных верветок *Chlorocebus aethiops* с различиями в повторах **DRD4** связаны разные уровни активности-импульсивности поведения и различия в отношении к новизне, как социальной (реакция на подсаженного чужака), так и новизне окружения (реакция в группе на большой незнакомый предмет). С другой стороны, есть ГР: сходное влияние на указанные характеристики поведения могут дать как типичные, так и редкие в популяции аллели **DRD4** [James et al., 2007].

Следовательно, в отношении генов **DRD4**, важных для устойчивого существования в экстремальной среде и/или устойчивых действий в проблемной ситуации (включая легкость переключения между разными формами активности, глава 5) отбор может действовать двояко: повысить частоту аллеля, ассоциированного с адаптивным признаком, или

¹⁰⁰Сходным образом у гиббонов подрода *Hylobates* **DRD4** несёт от 4 до 8 повторов, но 4- и 5-повторные аллели отмечены лишь у островных видов [Inoue-Murayama et al., 2000].

сформировать ГР, так или иначе (изменив эпистаз, генокопировав — механизм реализации селективных давлений здесь неважен¹⁰¹) адаптивно “сдвинув” фенотипический признак на аллель, наиболее частый в данной популяции. Эти сдвиги возможны лишь для комплексных признаков, где субпризнаки сохраняют возможность относительно самостоятельной работы (не экспрессии!), и поэтому могут быть перекомбинированы¹⁰². Так отбор не может работать ни с химической реакцией (хотя именно положение «один ген — один фермент» удачно «легло» в СТЭ [Левонтин, 1978]), ни с эмерджентными признаками [Netton, Freeman, 2014], каждый из которых незаменим в комплексе¹⁰³, ни с признаками, тесно увязанными в какой-либо синдром, баланс, адаптивный компромисс или иное ограниченное пространство возможностей¹⁰⁴. Хотя Вавилов неоднократно подчёркивал связь своего Закона гомологических рядов (ЗГР) со *свободой* для комбинаторики и отбора, именно это положение на 100 лет выпало из теории гомологического сходства. Там, напротив, довлело *ограничение* на комбинаторику и отбор (подробней см. главу 2.10)¹⁰⁵.

101 Чтобы его установить, нужны данные по гибридам, а их в статьях нет. С другой стороны, наследуемые признаки, ГР по которым строил Вавилов, имели друг с другом слабый эпистаз, даже если функционировали вместе (скажем, признаки цветов или плодов), ибо изменение радикала не влияло на признаки. Обратную ситуацию, ГР по признакам с сильным эпистазом исследовала Е.Н.Синская [1948].

102 Именно так чаще всего «работают» клетки разных типов в тканях, или возникает зонарный окрас в отдельном волосе у собак либо в пере у птиц [Раутиан, 1987], что объясняет и Закон тканевого параллелизма А.А.Заварзина, и его связь с ЗГР Н.И.Вавилова. Объяснение ограничением пространства возможностей (ОПВ) для эволюции, предложенное самим А.А.Заварзиным, неважно, хотя популярно в литературе [Раутиан, 1988]. Для органов, увязанных друг с другом по форме, топологии и функции, подобное ОПВ ещё уже, чем для тканей, однако к росту параллелизма это не ведёт. Первое знали уже Жорж Кювье [Cuvier, 1812] и Роберт Оуэн [Owen, 1843], второе — сам И.И.Шмальгаузен [1983], с его скепсисом к ЗГР. Последний, правда, не помешал современным эволюционистам объяснять ГР через теории Ивана Ивановича (не подходящие для этой задачи, см. главу 2.10). Г.С.Раутиан [1987] это делает даже после того, как для изменчивости аберраций окраски тетеревиных ей *de facto* пришлось вновь изобрести свободную комбинаторику субпризнаков окраса пера (ссылка на Вавилова здесь она не даёт) — иначе, по её же словам, ГР просто не строились. Проблема развития ЗГР — не подгон всех случаев параллелизма к одному объяснению с игнорированием исключений, а поиск условий, в которых работает *каждое* объяснение — нами подробно рассмотрена в главе 2.10.

103 Что равно типично как для примеров эпистаза в СТЭ, так и для контуров обратных связей, значимых в управлении физиологией индивида (объектов ЭТЭ). Так, мутация нефункциональности рецептора делает нефункциональным весь контур.

104 Объекты *evo-devo* варианта ЭТЭ [Netton, Freeman, 2014], СТЭ [Левонтин, 1978] и берговского номогенеза [Любичев, 1982].

105 Разумеется, такое перекомбинирование отбором комплекса кофункционирующих и корегулируемых генов — не адаптивная «сортировка» особей в популяции, где элиминации может и не быть. При перекомбинировании работы комплекса генов элиминация неизбежна, а значит частоты аллелей изменятся. Но нет никакой гарантии, что это будет косвенный, регуляторный или стабилизирующий отбор — см. в главе 2.10. о функциональном

Отсюда понятно, почему межэтнические сравнения не всегда однозначны, а в литературе **DRD4** то связывают с поиском новизны / её исследованием / реакцией на неё, то отказывают ему в этой связи. Так, генотип **DRD4*7R** — предиктор высокого риска отчисления и плохой успеваемости студентов славянского происхождения Сибирского государственного медицинского университета (СибГМУ) и Томского госуниверситета. На первом курсе из них с таким генотипом было 19,4%, на пятом-шестом — лишь 3,5%, из-за отчисления. Они отличались и склонностью к аддикциям — выпивке, наркомании токсикомании. Однако у студентов финно-угорского и монголоидного происхождения (с риском быстрого развития алкоголизма) данный генотип не имеет подобных эффектов [Ильинских и др., 2015]. С другой стороны, даже в рамках одного этноса, компактно живущего, мономорфного антропологически и генетически, фиксируются устойчивые различия частот аллелей **DRD4*7R** в зависимости от образа жизни (при богатом репертуаре аллелей в его генофонде). Например, они выявлены у детей ненцев, чьи родители живут в городах Ямало-Ненецкого автономного округа vs заняты кочевым оленеводством (исследование в интернатах [Ильинских, Ильинских, 2016]). Данные о сдвиге частот аллелей **DRD4** в ответ на изменение хозяйственного уклада (земледелие vs традиционная охота+собирачество) у индейцев кайнанга, гуарани-ньяндева, и гуарани-кайова показывают, что такая дифференциация внутри этноса требует считанных поколений¹⁰⁶, почему достигается скорей «сортировкой» (глава 2.3-2.4) или брачной ассортативностью, нежели отбором с его элиминацией. Птицы оказываются в «более выгодном» положении — однотипная связь **DRD4** с урбанизацией выявлена у разных видов и в территориально удалённых популяциях одного вида, хотя региональные различия в ассоциированности с урбанизацией SNP экзона 3 также присутствуют (раздел 2.5).

Ассоциация полиморфизма экзона 3 **DRD4** с реакцией на новизну, характерная для людей и собак, отмечена и у других приматов. Она зафиксирована у верветок [Bailey et al., 2007; James et al., 2007]; также был гомологизирован полиморфизм **DRD4** между человеком и макаком-резусом *Macaca mulatta* [Trefilov et al., 1999], на двух данных видах изучена связь полиморфизма **DRD4** с тревожностью и импульсивностью поведения детёнышей в популяциях [Fairbanks et al., 2012; Coyne et al., 2015]. У резусов выявлена и присущая людям связь полиморфизма **DRD4**

перекрывании признаков.

¹⁰⁶См. пересказ этих работ на русском: Александр Марков. «Ген авантюризма» чаще встречается у охотников-собирателей, чем у земледельцев,

https://elementy.ru/novosti_nauki/431393/Gen_avanturyizma_chashche_vstrechaetsya_u_okhotnikov_ov_sobirateley_chem_u_zemledeltsev

с агрессивностью [Barr, Driscoll, 2014]. Сам вариабельный район в экзоне 3 распространён у разных видов обезьян и возник ещё у общего предка приматов Старого и Нового Света [Matsumoto et al., 1995; Inoue-Murayama et al., 2000]. Однако выделение каждого из изученных филумов сопряжено с утратой предковой изменчивости в этом районе и её последующим восстановлением, уже видоспецифическом, сообразно «своей» среде обитания и проблемам приспособления к ней [Livak et al., 1995]. Следовательно, хотя сам вариабельный район в экзоне 3 гомологичен у разных видов, однако изменчивость в нём у каждого вида своя, развившаяся параллельно: тот самый случай, когда гомологию и аналогию нельзя чётко противопоставить друг другу [Вавилов, 1935a]. С другой стороны, у крыс, как и у птиц, района с повторами нет [Gazi et al., 2000], хотя фенотипические проявления **DRD4** сравнимы с таковыми у человека [Zhang et al., 2004; Li et al., 2018].

Интересней всего, что **DRD4**, столь сильно ассоциированный с важными человеческими качествами, от восприятия новизны и готовности рисковать до агрессии / импульсивности поведения, не удаётся связать с модной теорией “самодоместикации человека” (глава 3.2). Он не отмечен среди “генов domestikации”: ни по данным дифференциальной экспрессии у домашних животных, либо у животных и человека [Theofanopoulou et al., 2017], ни по данным подобных сравнений человека с обыкновенным шимпанзе или бонобо: внимание здесь уделяется другим дофаминовым рецепторам [Babbitt et al., 2010; Marchetto et al., 2019; Staes et al., 2021]. Это значит, что либо ищут “под фонарём, а не где потеряли”, либо фенотипические влияния **DRD4** сильней обусловлены эпистазом, чем дифференциальной экспрессией. В пользу второго предположения говорит связь с этим геном субпризнаков поиска и/или исследования новизны, но ограниченных полом. Так, когнитивная эмпатия у европеоидных женщин выше у носителей “длинных» аллелей **DRD4**, у мужчин — “коротких» [Uzefovsky et al., 2014]. Также ограничена полом ассоциация экзона 3 **DRD4** с решением задач справедливого делёжа в игре «Ультиматум» у китайцев [Zhong et al., 2010]. Справедливость — тип совладающего поведения в проблемной ситуации, когда один игрок делит сумму денег, а второй решает, приемлемо ли деление — превысило оно некий справедливый минимум или нет¹⁰⁷? Если нет, денег не получают оба. У рождённых зимой (с октября по март) мужчин здесь связи с

107Этот порог удивительно однороден у разных человеческих обществ (обычно 40% суммы, у бывших советских людей 50%), что показывает нашу исходную приверженность равенству. См. «Животное и человеческое, расчёт и равенство», <http://www.socialcompas.com/2015/01/11/zhivotnoe-i-chelovecheskoe-raschyot-i-ravenstvo/>; «Людам свойственно стремление к равенству», <http://www.socialcompas.com/2017/01/03/lyudyam-svoystvenno-stremlenie-k-ravenstvu/>

полиморфизмом экзона 3 нет. У “зимних” женщин-гомозигот **DRD4***4R «порог справедливости» разделения выше, чем у гомозигот 2R и гетерозигот 2R/4R, также как у “незимних” мужчин. Напротив, у “незимних” женщин-гомозигот 4R данный порог ниже гомозигот 2R и гетерозигот 2R/4R (различия на уровне тенденции). Интересно, что ограниченные полом субпризнаки часто связаны с межиндивидуальным исследованием новизны, в субпризнаках, строго ориентированных на индивида, а не группу, связи с полом не выявлено [Görlick et al., 2015]. Видимо, у людей, в отличие от синиц, гендерное разделение и/или неравенство задаёт разные роли полов в поиске/исследовании новизны.

Другое возможное объяснение тех же данных — проблемы с самой дифференциальной экспрессией **DRD4**: не для всех эволюционно-значимых признаков она описывается простыми схемами типа “выше-ниже”. Дифференциальность экспрессии может быть намного комбинаторно сложнее. Так, ген **ASIP**, задающий окрас шерсти собак, кроме аллелизма экспрессии «выше-ниже» из-за комбинаторики «мощностей» двух промоторов, также дифференциально экспрессируется на спине (циклическая экспрессия) и брюхе (сплошная) одной и той же особи, что видно по зонарности окраса волоса. К этому может добавиться перецветание окраса из-за возраста и даже погоды в данном сезоне (генетика неясна, возможна связь с регуляцией роста самого волоса) и доминантно-чёрный окрас из-за нефункциональности самого белка, см. лекцию Степана Белякина «Ветеринарная геномика», <http://sites.icgbio.ru/lectures/>. Возможности подобной комбинаторики тем выше, чем длиннее путь от гена к признаку [Вавилов, 1935a]. И наоборот: чем сильнее этот путь связан с олигомеризацией по В.А.Догелю, или с иными ограничениями, например, физико-химического характера (актуально для животных и/или признаков микромасштаба), тем возможностей меньше. Странно, но именно второй вариант, впервые отмеченный в Законе корреляций классиком *антиэволюционизма* и одновременно сравнительной анатомии Ж.Кювье [Cuvier, 1805] стал магистральным путём развития *эволюционных теорий* (!) XX, а ныне и XXI века. Закону корреляций Кювье равно соответствуют все их ключевые концепты: гомеостат Шмальгаузена, ключевое изменение Г.Ф.Осборна, адаптивный компромис А.П.Расницына, или случайная эволюция по Е.В.Кунину¹⁰⁸.

В такой эпистеме эволюция возможна только кювьерианским манером — от одной катастрофы (разрушения корреляций) до другой. Однако сравнив человека с другими бипедальными формами, видим, что

108См. «Теории биологической эволюции с позиции системного развития современной биологии», <http://www.socialcompas.com/2016/03/25/teorii-biologicheskoy-evolyutsii-s-pozitsij-sovremennogo-razvitiya-sistemnoj-biologii/>

никакой катастрофы в антропогенезе не происходило. У птиц, динозавров, приматов (сифака, гиббоны, шимпанзе), грызунов (тушканчики), сумчатых (кенгуру) передние конечности исключались из ходьбы/бега так, что всё равно давали с ногами кювьерианские корреляции — через осанку или другие органы (например, питания — у карнозавров, муравьедов, наземных ленивцев, возможно, копытных-халикотериев: кстати, налицо гомологический ряд Вавилова, если за признаки считать сами корреляции (о признаках в ЗГР см. подробнее главу 2.10)). В линии развития от австралопитеков к *Homo sapiens* нет ничего подобного¹⁰⁹: вместо этого человеческая рука развила возможность функциональной комбинаторики здесь и сейчас с практически любым внешним органом, в том числе ногами, где руки могут помогать равновесию, осанке и походке (скажем, у оррорина *Orrorin tugenensis*), хотя могут этого и не делать. Прибегнув к математической аналогии, можно сказать, что в антропогенезе эволюция шла на рост функционально-комбинаторной мощности множества, включающего руки и внешние органы индивида — вместо установления скоррелированности их «работы» (тогда мощность в лучшем случае не растёт).

Сразу отметим: в литературе нами не найдено прямых ассоциаций полиморфизма **DRD4** с таким важным для доместикиации и ключевым для антропогенеза субпризнаком поиска/исследования новизны, как совместное внимание (*joint attention*), поиск “социальных подсказок” и совместное действие на их основе [своего рода “кооперативность мышления”, Hare et al., 2012; Хейр, Вудс, 2014]. Есть указания лишь на непрямые ассоциации [Gangi et al., 2016], и не только с рецепторами дофамина [Stavropoulos, Carver, 2013]. При множестве работ по ассоциации **DRD4** с реакцией младенца на незнакомца практически нет экспериментов сходного дизайна с влиянием на упреждающую улыбку младенца — часть совместного внимания. Другие же составляющие последнего, вроде взаимоотношений мать-детёныш [Coyne et al., 2015, Fairbanks et al., 2012]) ассоциированы не только с **DRD4**, но и с фоновым обучением — у беспокойных матерей дети беспокойнее. Показана связь данного признака с другими обстоятельствами, «рождающими» модификации: сезоном рождения, метилированием, дистрессом матери во время беременности [Zohsel et al., 2014]. Всё это создаёт возможность генокопирования, т. е. увязывания субпризнаков в жесткий, всё более и более постоянно действующий, автономный от прочих признаков синдром, а не комбинаторного расширения общей генетической основы

¹⁰⁹что впервые отмечено в трудовой теории происхождения человека Фридриха Энгельса и Людвигу Нуаре, но социальный аспект здесь затмил биологический. При происхождении orangов *Pongo spp.* шёл подобный процесс, но остался незавершённым.

признаков при локализации экспрессии каждого (см. подробней главу 2.10).

Поиск и исследование новизны строятся совершенно иначе. Здесь успех сам себя «ликвидирует»: отрицательная обратная связь если и есть, то по исчерпанию продукта и/или времени, тем более просто отсутствие информации — тоже новизна, но в форме неизвестности. Отсюда, исследование новизны не может идти постоянно и автономно: это локально-обстановочная функция организма, не его гомеостаза или онтогенеза, изученных Г.Турессоном и И.И.Шмальгаузенем в контексте генокопирования. Тогда поиск новизны совместным вниманием, и поиск новизны домашним животным равно неидентичны **DRD4**-ассоциированному поиску новизны: собаке и беляевской лисице должно быть скучно не с хозяином, а без него, этого самого ненового человека! Те же соображения верны и для совместного внимания. Мы вернёмся к этому вопросу в главе 3, сравнивая когнитивные «достижения», связанные с урбанизацией и доместикацией.

Мы видим, что сама по себе биохимическая реакция рецептора **DRD4** с G-белком, за что отвечает экзон 3, как и всякая параллельная ей биохимия [Hodgson et al., 2019], лишь вносит вклад в поведенческие признаки, связанные с поиском новизны, её исследованием и совладанием¹¹⁰, однако ещё не определяет их! Прибегнув к математической аналогии, можно сказать, что биохимический вклад не может быть элиминирован по модулю, см. данные по нокаутам, однако по вектору изменением отбором практически до противоположного¹¹¹: от «сдвига» фенотипа на чуть менее длинные повторы, выявленного у собаки и человека (с запада на восток в Старом Свете¹¹²), до обнуления и инверсии фенотипического эффекта **DRD4*7R** — снижение интереса к новизне вместо его роста, как у американских негров с аддикцией или «белых» американок [Gelernter et al., 1997]. Такой сдвиг возможен, постольку а) под отбор попадает весь комбинаторный комплекс признаков, связанных с динамикой дофамина в синапсе при передаче сигнала —

¹¹⁰Способностью жить и устойчиво действовать на фоне новизны — от дружелюбия через рисковость или невозмутимость к неофобии.

¹¹¹Возможность такого отбора впервые показана М.М.Камшиловым: среда, ранее снижавшая у дрозофил выраженность мутации *eyeless*, стала её усиливать, связь признака со средой сохраняется вместо автономизации, https://vk.com/wall-130311697_1263. Отбор здесь меняет лишь вектор, как для аллелей **DRD4*5R** у этносов Дальнего Востока сравнительно с европейскими.

¹¹²Впечатляющий «сдвиг» данного фенотипа с «длинного» аллеля на «короткий» как раз лучше объясним однотипным (снижающим) влиянием обоих на реакцию **DRD4** с G-белком [Reist et al., 2007]. Вопреки этому сходству в биохимии, аллели противоположны по риску развития бредовой симптоматики у пациентов с тяжёлыми психозами [Serretti et al., 1999].

независимо от того, что их кодирует¹¹³, б) поскольку *такой отбор вообще идёт*, то есть для популяций актуален как выбор организмом окружающей его здесь и сейчас обстановки, так и выбор стратегий совладения. Скажем, невозмутимость = помехоустойчивости поведения, реализуемого особью равно несмотря на его собственный выбор обстановки или его отсутствие (она оказалась там, куда её поместил человек или непреодолимые силы стихии). Актуальность обоих выборов или лишь одного (обстановки или совладания) может быть ограничена попаданием популяции в однообразную среду (выбора нет) или отбором в пользу оптимизации выбора в среде разнообразной¹¹⁴.

Кроме того, всякая автономизация от среды ставит оба выбора в отношении взаимного исключения друг друга, тогда как «городским» птицам и млекопитающим важна комбинаторика выборов, их амальгама (глава 5). При доместикации, наоборот, нет выбора обстановки и крайне ограничен выбор совладающего поведения: по факту оба выбора предоставляет Беляевский домик (рис.8), однако попасть туда могут только уже высоко задоместичированные лисицы или их потомство. Отбор на оптимизацию (увы, один из ведущих трендов в современной теоретической биологии) этих выборов в любой их комбинации равносильна ловушке эндемизма. Он держит популяцию в исторически типичной среде, где только и возможно поведение «дикого типа», то есть блокирует урбанизацию. Нокаут же **DRD4**, например, у мышей, ведёт только к комплексному снижению неофилии и росту безусловного страха, не влияя на общую активность [Keck et al., 2013] и условнорефлекторный страх [Falzone et al., 2002]. Выполнение сложных двигательных задач здесь даже улучшилось [Rubinstein et al., 1997], если мышь вообще решилась действовать (она больше сидит в укрытии [Dulawa et al., 1999]). Двигательная активность здесь выросла, но лишь потому, что мыши стремятся сбежать в укрытие [Dulawa et al., 1999] или хотя бы избежать

¹¹³Скажем, нуклеотидная последовательность гена **DRD4** или его метилирование, что прорисовывает связь последнего с урбанизацией у птиц [Riyahi et al., 2015] или сезоном рождения у человека [Roussos et al., 2010]. Однако у индивидуально-ориентированных субпризнаков поиска/исследования новизны таких связей не выявлено, см. дальше подробно обсуждаемую работу [Görlück et al., 2015]. Эффекты же полиморфизма разных районов гена **DRD4** и его метилирования [Hodgson et al., 2019] комбинировать как раз могут, ибо опираются на разную биохимию передачи сигналов.

¹¹⁴Третий вариант — оптимизирующий (прежде всего зависимо от плотности) балансовый отбор между субпопуляциями одной популяции — подробно рассмотрен в литературе с точки зрения генетики [Левонтин, 1978], её связей с эволюционной экологией или морфологией [Северцов, 2008], но вне связи с урбанизацией и не моделировался в доместикационном эксперименте. Поэтому для экономии места он не рассматривается, только отметим, что для урбанизации это препятствие [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016], а генетико-популяционная теория, где какой-либо баланс необязателен, развита только Н.И.Вавиловым (глава 2.10).

центра в тесте открытого поля [Kecsk et al., 2013]: базовый интеллект не нарушен, но проявить его можно только там, где оба выбора организму неактуальны¹¹⁵. Также у человека базовый интеллект не нарушен независимо от того, какие у него аллели **DRD4** [Nöthen et al., 1994; Roussos et al., 2009]. В крайнем случае (ежедневные сеансы длительного иммобилизационного стресса) исследовательская активность мышей-нокаутов даже росла, но нарушалась её когнитивная обработка, что напоминало шизофрению [Tan et al., 2019]. Поэтому *de facto* мощность данной активности не росла.

Иными словами, **DRD4** не связан непосредственно с интеллектом — способностью особи к решению задач «умственным» или двигательным усилием. За что же он тогда отвечает? Как сплавить в амальгаму неофилию и невозмутимость, рисковость и осторожность, если абстрагироваться от интеллекта? И как соединить с ними ассоциацию у человека полиморфизма **DRD4** с болезнью Альцгеймера и шизофренией (расстройство памяти и внимания); сексуальными, ментальными и посттравматическими расстройствами, рисками аддикций (избирательная память на фоне расстройства функции подкрепления поведения) и агрессивностью, тревожностью, синдромом гиперактивности-дефицита внимания (расстройство и того и другого); способностью к обучению, освоению языков, а у птиц к распознаванию песен (зависящем от взаимоотношения избирательной и общей памяти) и прочему, описанному в литературе?

Логичный вывод из такого набора взаимоисключающих признаков — **DRD4** отвечает за приоритезацию внимания [Görlick et al., 2015]. При

¹¹⁵Данный эффект блокировался анксиолитиками — фармакологическими средствами, снимающими тревогу, страх [Falzone et al., 2002]. У крыс, в отличие от мышей, блокада **DRD4**-антагонистами дала анксиолитический эффект [Shah et al., 2004] и ухудшила связь между безусловным и условным раздражителями в обонятельном условном рефлексе страха [Laviolette et al., 2005]. Активация **DRD4**, напротив, усилила выраженность тех эмоциональных ассоциативных воспоминаний о страхе, которые в норме слабы, но не влияла на воспроизведение ранее заученных эмоционально значимых воспоминаний. Это блокировала активация гена **DRD1** [Lauzon et al., 2009]. Видим, что блокада **DRD4** и активация **DRD1** равно создали крысам “слепую” (когнитивно-бесконтрольную) храбрость, однако она “слепая” на разные субпризнаки памяти о страхе. Можно сказать, что блокада **DRD4** сохраняет прошлый опыт, но мешает в нём разобраться, активация **DRD1** даёт автономию от прошлого опыта, тогда как нокаут по **DRD4** просто мешает опыт приобретать, хотя и не блокирует такое приобретение [Tan et al., 2019, Falzone et al., 2002, Rubinstein et al., 1997], в том числе и у человека [Nöthen et al., 1994]. Опираясь на разные гены, оба субпризнака “слепой” храбрости могут по-вавилонски комбинировать в общем фенотипе (см. подробнее главу 2.10). С этим также хорошо согласуется влияние возраста на эффект **DRD4** у такого долгоживущего и долгожущегося вида, как наш собственный [Holmboe et al., 2011; Altink et al., 2012]. Учитывая рост СОПЖ в «городских» популяциях птиц и млекопитающих, это может проявиться и там (по крайней мере у крупных долгоживущих видов).

посредстве **DRD4** все рецептируемые организмом здесь и сейчас объекты подразделяются на

I) Важные здесь и сейчас. Внимание к ним повышено, их исследование или иное эмоционально окрашенное отношение к ним (например, избегание по прошлому жизненному опыту) в мозгу особи подкрепляется в первую очередь,

II) Неважные здесь и сейчас. Внимание к ним ослаблено, поведение относительно них слабо подкреплено: они не игнорируются, но нет и стремления к контакту или иной связи с ними.

III) фоновые.

О фоне организм если и помнит, то лишь чтобы на нём отслеживать изменения в категориях I и II, и оценить нужность пересмотра всех категорий здесь и сейчас. В фон могут попасть жизненно важные объекты, но здесь и сейчас их приравнивают к самым пустячным, а в следующий момент изменение обстановки переведёт их в I. Если вспомнить военномемуарную литературу («Живые и мёртвые» К.М.Симонова, «Огонь» А.Барбюса), то приоритезации соответствует поведение в бою [Драгомиров, 2012], особенно рутинные действия бойцов на фронте. За многодневной канонадой им повседневное поведение просто нельзя отложить, в отличие от ожесточенного, но относительно короткого боя. Бывалый солдат продолжает рутинные дела, ибо отличает опасную канонаду от пальбы неопасной — по соседней позиции, с неверным прицелом и т.д. (хотя от ошибок не застрахован), а под фоновую просто спит, зато просыпается от тишины. Полководец же профессионально обязан приоритезировать на поле боя¹¹⁶ [Драгомиров, 2012], меняя ради этого даже длительность боевой обстановки. Иначе его место в лучшем случае в отделе планирования штаба, см. Г.К. Жуков [2002] о маршале С.К.Тимошенко. Это не менее верно для следопыта, см. Дерсу Узала в

116 Всем знакомый пример — поведение товарища Сухова в последнем бою “Белого солнца пустыни”. Убедившись в тщетности попыток сообщить появившемуся (неожиданно для всех, включая Сухова) Верещагину необходимость покинуть баркас или не заводить заминированный мотор, Сухов использует то обстоятельство, что в момент взрыва — неожиданного для всех кроме него! — друзья и враги равно взглянут на взрыв или хотя бы рефлекторно ослабят внимание (антисаккадная ошибка — неконтролируемый перенос взгляда на внезапно появившийся раздражитель с утратой контроля прочей обстановки [Agam et al., 2014]). На Сухова и даже в его сторону никто не будет смотреть, а обаятельный Верещагин всё равно уже не спасти. В момент взрыва Сухов, на ровном месте под носом у всех меняет огневую позицию, чем выигрывает бой. Итого, Суховым без потери фонового контроля над обстановкой (1) проведена её переприоритезация (2), в соответствии с чем снижена своя антисаккадная ошибка (3) — всё-таки взрыв, даже ожидаемый, очень сильный раздражитель, чтобы её полностью подавить — так, чтобы реализовать выбранный тип совладения (бой с врагом) (4). Отвлечение внимания противника (5) и куда более интересный приём использования непроизвольного отвлечения самим противником своего же внимания своими же действиями (6) Сухов не раз демонстрирует в фильме. Последнее как раз спасает ему жизнь после незадачливого купания, окончившегося пленом.

пургу на озере Ханка [Арсеньев, 2020]. Отсюда следует разница между фоном и помехами, не всегда отслеживаемая даже в литературе по кибернетике¹¹⁷ [Корогодин, Корогодина, 2012]: фон принадлежит к данной обстановке, помехи к ней не принадлежат, они из другой обстановки. Фон может быть и не важен, но полезен, помехи важны лишь в отрицательном смысле — чем их больше, тем больше мешают. Возможность превращать помехи в фон резко увеличивает потенциал комбинаторики и эволюции¹¹⁸, тогда как ЭТЭ и номогенез в лучшем случае говорят о помехоустойчивости и обнейтрализации помех, а СТЭ просто приравнивает их к случаю.

Тогда приоритезация связана с умением не столько классифицировать, сколько переклассифицировать. Дизайн опытов для проверки этих выводов пока отработан только для человека [Görlick et al., 2015]. В задаче обучения категоризации (*category learning task*) используют фигурки: у каждой 10 качественных признаков, у каждого признака — одно из двух альтернативных состояний (рис.9). Испытуемым из выборки, полиморфной по **DRD4**¹¹⁹, предъявляют две фигурки-прототипа, состояния всех признаков которых взаимно альтернативны. Задача испытуемого — указать, к какому из прототипов будут принадлежать фигурки, которые ему ещё предъявят. Для её решения каждому испытуемому случайно указывают категорию — один признак прототипа¹²⁰, по состоянию которого надо классифицировать принадлежность фигурок к нему (рис.9). Сперва испытуемые проходили

117 Действительно, это различие тем бледнее, чем больше в поведении рефлекторных и инстинктивных (по К.Лоренцу) составляющих и меньше рассудочной деятельности (по В.А.Вагнеру и Л.В.Крушинскому). Снижение вклада рефлекторной и инстинктивной компонент присуще именно «городским» особям, увлечение ролью обратных связей и иных способов «спайки» характеристик поведения в единый синдром — кибернетике, рефлексологии и сравнительной этиологии. Неслучайно этот синдром разрушается при урбанизации вида (главы 3.1, 5.3).

118 Пример из той же военной сферы: облака были повсеместной однозначной помехой для поиска самолётов противника прожектором, пока не додумались поднять истребители над облаками и подсветить последние по площадям: тогда и только тогда противник над облаками стал проецироваться на их фоне [Противовоздушная..., 1947]. Различение фона и помех, как и комбинаторика обмена между ними, происходящего здесь и сейчас, тесно смыкается с определением ряда в биологии (глава 2.10), что впервые прослеживается в арабском, но не европейском естествознании. Последнее до сих пор не знает, что делать с ЗГР Вавилова и подозрительно косится на диалектику Г.Гегеля, толкуя её картезиански глобально, хотя она как раз создана для превращения помех в фон здесь и сейчас [Гегель, 1968–1973]. Нам так и не удалось найти в литературе дизайн опыта с комбинаторикой обмена фона и помех, происходящего здесь и сейчас, хотя, например, в литературе по эстетике возможный дизайн описан [Гегель, 1968–1973, Вёльфлин, 1999]. Поэтому о роли **DRD4** в пункте III мы судим лишь качественно [Li et al., 2018]: для пп. I и II есть много вариантов количественного дизайна.

119 В выборке [Görlick et al., 2015] преобладают представители этносов Западной Европы. В их подвыборке результаты перепроверены.

предварительное обучение, затем решали задачу, что и оценивалось. В изученной выборке носители «длинных» аллелей **DRD4** (7 и более повторов) лучше решали задачу, чем носители «коротких» (6 и менее) повторов. Различия между ними (**рис.10**) значимы по данным ANOVA 2 (screened, general) $\times$ 2 («длинные» **DRD4**, «короткие» **DRD4**), особенно в выборке с улучшенным предварительным обучением (Screened: её участники прошли батарею тестов на нейропсихологическое здоровье: отсутствие аддикций, синдрома дефицита внимания и гиперактивности, черепно-мозговых травм и др.) [Görlick et al., 2015].

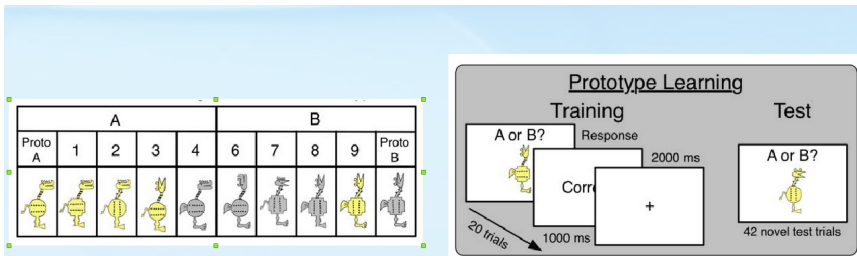


Рисунок 9. Признаки объектов, используемых в задачах на категоризацию, обучение по прототипам и тестирование в работе Görlick et al., 2015.

Хотя каждый из 10 признаков одинаково важен для решения задачи, некоторые были заметней для испытуемых. Как и ожидалось, на правильность категоризации влияют схожесть с прототипом, контраст и количество признаков с отличающимися состояниями. Похожие на прототипы фигурки категоризируются лучше, чем несхожие, фигурки с отличием у 1-2 признаков лучше, чем 3-4¹²¹. В опыте удалось оценить вес минорности признака (отклонение опыта от компьютерной категоризации, где все признаки имеют априорно равный вес), характеризующий

120Понятию «категории» данной работы в классификации К.Линнея соответствует существенный признак (см. главу 2.10). Вообще проблема, на которую проливает свет это исследование, настолько важна для биологии и теории эволюции, насколько недооценивается биологами без полевого опыта. Скажем, сейчас популярна точка зрения, что из опытов по распознаванию целостного образа следует адаптивность генов-предикторов последнего, хотя животным в природе (и первобытному человеку) куда важней выявить замаскированного врага или добычу. Все охотники или путешественники-натуралисты отмечают, что детали (необычно движущиеся пятна — уши или конец хвоста) много важнее для выявления крупной кошки в засаде, чем её целостный образ [Корбетт, 2002; Selous, 2011; Арсеньев, 2022]. Второй автор наблюдал косулю у Кара-Дага, ориентируясь лишь на пятна «зеркала» и ушей. Дело было на посттуре конференции «Адаптационные стратегии живых систем», и другие участники косулю не видели — все искали целостный образ, а не комбинировали пятна.

121При большем числе правильность решения задачи в: [Görlick et al., 2015] не отличалась от случайной.

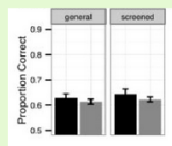
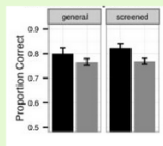
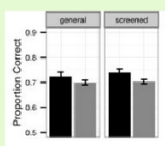
априорное представление испытуемых о главных (голова, туловище, цвет) и второстепенных (минорных) признаках фигурки, и заметность признака (чем больше испытуемых игнорирует этот признак, тем выше этот вес) (рис.10).

По мере решения задачи внимание испытуемых поляризуется, но лишь у носителей «длинных» аллелей **DRD4**. Это значимо повышает точность категоризации: минорные признаки делаются ещё минорнее, но те, что оказались заметными — ещё заметнее [Görlick et al., 2015]. Идентичные результаты получены в опытах по распознаванию речи: «длинные» аллели улучшали распознавание на фоне информационных, но не энергетических помех [Xie et al., 2015]. Информационные аудиопомехи этой работы соответствуют визуальной задаче приоритезации в: [Görlick et al., 2015], ибо толкают неверно отнести компоненты шума к целевому высказыванию, и наоборот, отвлекают внимание от последнего и т. п. из-за того, что несколько людей говорят одновременно о разном¹²². Везде критически важен не поиск целостного образа, а всё более скорое сосредоточение внимания на небольшом числе признаков¹²³ [Görlick et al., 2015] с возможностью их реконструкции, пусть частичной, но осмысленной (идентификация ключевых слов — не ясно, что делал данный субъект, но говорят именно о нём, неясно, кто бежал, но говорят о бегущих и т.п.) [Xie et al., 2015]. Разница между носителями «длинных» и «коротких» аллелей сохраняется также при контроле импульсивности поведения [Görlick et al., 2015]¹²⁴, и в выборке *Screened*. В отличие от опытов с индонецийцами [Faurie et al., 2016], здесь первые доминировали над вторыми [Görlick et al., 2015; Xie et al., 2015].

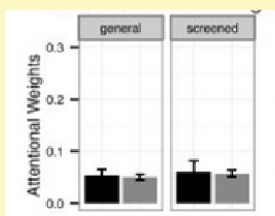
¹²²8 одновременно говорящих были приравнены к энергетическим аудиопомехам [Xie et al., 2015].

¹²³В поведении птиц в контексте урбанизации первое соответствует стратегии «медленного» исследования (глобальный поиск), второе — стратегии «быстрого» исследования (локально-обстановочная).

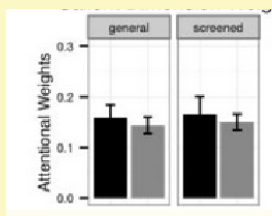
¹²⁴Чего не позволял сделать дизайн опыта у верветок [Bailey et al., 2007]. В опыте с отложенным ответом с увеличением задержки высокоимпульсивные животные, независимо от генотипа по **DRD4**, давали меньше правильных ответов, чем низкоимпульсивные. Тем не менее, верветки-носители редких аллелей **DRD4** имели тенденцию к более высокому обороту моноаминов в спинномозговой жидкости. Опять отмечаем гомологические ряды: импульсивность идентично влияет на поведение, но через биохимически различные механизмы [James et al., 2007].



I.1) а), б), в)

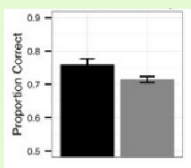


- Вес минорности признака – отклонение эксперимента от компьютерной категоризации, где все признаки имеют априорно равный вес.

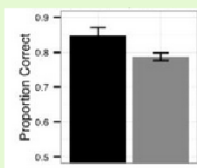


- Вес заметности признака – чем большее количество участников игнорирует этот признак, тем выше у него вес заметности.

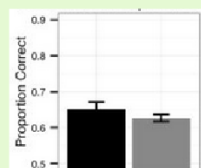
д) е)



- Общее число правильных категоризаций объектов.

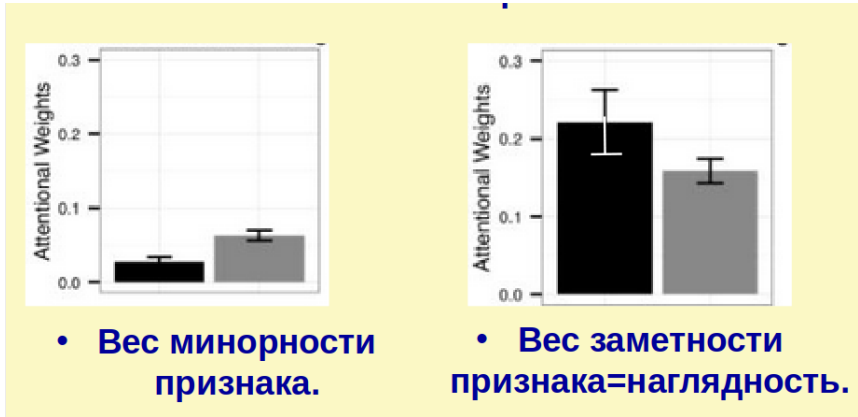


- Число правильных категоризаций объектов схожих.



- Число правильных категоризаций объектов несхожих.

I.2) а) б) в)



г) д)



II.

Рисунок 10. Статистический анализ результатов решения задач 1) на категоризацию (I. Выборка General. II. Выборка Screened), 2) на объем оперативной памяти (i — общий объем, ii — пропорция верно воспроизведённых букв).

Обозначения. Темный столбик — гомо и гетерозиготы по «длинным» аллелям, светлый столбик — гомозиготы по «коротким» аллелям. а)-д) — см. текст. Из: [Görlick et al., 2015].

Отсюда вырисовывается связь «длинных» аллелей **DRD4** с синдромом гиперактивности-дефицита внимания [Görlick et al., 2015]. Его носители просто не обращают внимания на черты, которые считают скучными и/или неважными, и тем сильнее, чем эти черты константнее. Это освобождает время и энергию для тех занятий, которые ими же расценены как важные или легко выполнимые здесь и сейчас. Однако, переклассификация в дизайне задачи на обучение категоризации анизотропна [Görlick et al., 2015] или усечена [Xie et al., 2015]: есть поляризация внимания, но не проверено умение переоценить признаки — изменить их важность сообразно моменту, локальной обстановке (или проверено *a posteriori*). Выяснилось, что и с этой проблемой у европеоидов лучше справляются носители «длинных» аллелей.

Тестирование младенцев позволяет отвлечься от профессиональных навыков, интеллектуальных, личных, культурно-языковых¹²⁵ и прочих пристрастий в минорности и заметности признаков. Так, взрослые белые американцы с **DRD4*7R** — наибольшие индивидуалисты, японцы с **DRD4*2R** — наибольшие коллективисты, то есть ярче носителей иных аллелей выражают особенности психологии культуры, присущие данному обществу в целом [Kitayama et al., 2014]. Младенцы с «длинными» **DRD4** более активны в ситуации свободной игры, но менее гневливы при легком физическом удержании [Auerbach et al., 2001] и менее тревожны при появлении и постепенном приближении незнакомца [Lakatos et al., 2003]. Однако они дольше не отвечали на его ласковую улыбку, дольше игнорировали предложенную им игрушку — длинно-, но не короткоповторный младенец продолжал свои дела, хотя и не игнорировал незнакомца [Lakatos et al., 2003; De Luca et al., 2003]. Низкий страх незнакомца при «длинных» аллелях, высокий — «коротких» сохранялся у детей и в 6 лет [Pappa et al., 2014].

Здесь очевидны как сходство этих данных с поведением служебных собак или «городских» птиц, так и различия в интерпретации: [de Luca et al., 2003] считают младенцев с «длинным» **DRD4** более робкими, с худшей исследовательской реакцией в ответ на новизну, более сдержанными в выражении в ответ на неё как счастья, так и печали либо гнева, почему сделан вывод об их худшей приспособляемости. Вывод справедлив, если рассматривать его с точки зрения исключительной важности (если не единственной возможности) для младенца именно коллективного исследования новизны: скажем, совместное внимание критично для быстрого овладения языком¹²⁶. Отсюда, даже исследование знакомых

125Об оппозиции индивидуализм vs коллективизм культуры см. «Против «одноноточных» объяснений», <https://wolf-kitses.livejournal.com/443248.html> Сам признак «яркая выраженность» определим лишь как гомологическое сходство (по принципу, а не происхождению или функции). Действительно, изученные фенотипы дивергентны, повторы — сериальная гомология, а сходство биохимического модуля функции гена **DRD4** [Reist et al., 2007] вообще трудно определить в рамках принятой иерархии сходств, где структурное (кювьеровское) сходство и филогенетическое родство понижаются в ряду от гомологии к конвергенции. Это ОПВ, но как его интерпретировать: оуэнова гомология? гомоплазия? параллелизм? С момента, когда Н.В.Тимофеев-Ресовский задался вопросом: гомологичны ли идентичные аминокислоты, закодированные разными диалектами или разными путями в связанных сериях генетического кода? — проблема так и стоит перед любыми геномными сравнениями, оставаясь не разрешённой. Всё, что не гомология, по факту не различается, определяясь как сходство без родства, несмотря на обилие терминов. В такой ситуации невозможно сказать что-то определённое о причинах или условиях образования подобного сходства, хотя это важно эволюционной биологии [Суслов и др., 2019]. Решение было найдено в Законе гомологических рядов Н.И.Вавиловым, однако до сих пор остаётся в забвении, а сам закон во многом неверно интерпретируется (глава 2.10).

126Несложно предположить, что успеху domestикации способствует превалирование коллективного исследования над индивидуальным, что и имеет место в действительности

вещей, но в коллективе более привлекательно, чем незнакомых в одиночку, в пределе такое исследование идёт с матерью или другими старшими, заботящимися о детях. То есть с самым неновым для ребёнка человеком, из-за чего, несмотря на высокую новизну (=незнакомость) обстановки мощность новизны может быть низкой. Для ребёнка незнакомец одновременно и фактор новизны, и кандидат в члены коллектива. Ситуация птиц «городских» популяций диаметрально противоположная: им важно устойчиво продолжать жизненно необходимые повседневные действия (за ребёнка эту рутину делают старшие, за домашних животных во многом — сам человек) в мощных по изменчивости обстановках, всякая облигатность в комбинаторике им гибельна¹²⁷.

Сравнивая дизайн опытов с людьми [Lakatos et al., 2003, De Luca et al., 2003] и животными [Coyne et al., 2015, Keck et al., 2013, Fairbanks et al., 2012, Fidler et al., 2007, Bailey et al., 2007, James et al., 2007, Dulava et al., 1999] надо обращать внимание как на разные субпризнаки в общей генетической основе признака «поиск/исследование новизны», так и на возможности комбинаторики между ними. В пользу этого говорят связь **DRD4*7R** с дезорганизацией поведения детской привязанности у европейцев [Lakatos et al., 2000, 2002] и описание гомозиготного носителя нефункционального **DRD4** без каких-либо психиатрических патологий [Nöthen et al., 1994]. Когнитивные и эмоциональные составляющие большей смелости в «городских» популяциях птиц сравнительно с исходными анализируются в главе 5: это отнюдь не смелость как таковая (пренебрежение реальной опасностью), а её лучшая дифференциация от беспокойства, большая готовность действовать несмотря на последнее. Однако в дизайне обсуждаемых опытов [Görlick et al., 2015; Xie et al., 2015] нет и намёка на опасность. У крыс воспоминания о страхе блокируются на время активации **DRD1** в префронтальной коре. Побочный результат этой настоящей («слепой») храбрости — отсутствие усиления вознаграждающих эффектов у опиоидов [Li et al., 2018]¹²⁸. Напротив, активация **DRD4** в той же коре контролирует приобретение и

(глава 3). Животное не выбирает хозяина. У.Рэли [1963] описывал индейских собак как бесхозных, готовых на контакт с любым числом людей, или одновременно (в загонной охоте) или по очереди (в роли мусорщика в посёлке). Индивидуально индеец охотился вообще без собаки.

¹²⁷В такой ситуации оказываются и животные, совершающие нерегулярные перекочёвки по изменчивой мозаике ландшафтов: из наших ближайших родственников — антропоидов это не шимпанзе и гориллы, а орангутаны *Pongo spp.* и континентальные, но не островные виды гиббонов. На севере ареала биология этих последних изменяется к большему сходству с антропоидной: они живут увеличенными группами, формируют сеть убежищ-домициллу, включают в рацион регулярно листву, а эпизодически даже мясо древесных грызунов [Guan et al., 2018]. Африканские антропоиды в прошлом, как и теперь — стенобионты-эндемики: расселение орангов и гиббонов было прервано сначала трансгрессией океана, а дальше — хозяйственной деятельностью человека.

выраженность воспоминаний о страхе [Li et al., 2018]: не помехоустойчивость, а «спокойное самообладание на поле боя», важное условие практической приоритезации [Драгомиров, 2012]. Правда, обстановочный фон здесь внутренний, а не внешний.

Зато с активацией **DRD4** усиливаются и вознаграждающие эффекты опиоидов [Li et al., 2018]. Данная связь с аддикцией ярко локально-адаптивна при ограниченном доступе к веществам-аддиктам, как бывает чаще всего — вспомним фронтовые сто грамм (хотя это не опиоиды). В противоположном случае эффект дезадаптивен [Ильинских и др., 2015]: носители соответствующих аллелей **DRD4** могут повернуть и успехи в приоритезации [Görlick et al., 2015], и «спокойное самообладание» [Li et al., 2018] к поиску вещества-аддикта [McGeary, 2009] задолго до появления физиологической зависимости. Тем более, что у европейцев с «длинным» аллелем **DRD4** кроме роста неофилии также *падают* зависимости от вознаграждения и от вреда избранной стратегии действий (в эксперименте это азартная игра, долгое участие в которой с большими ставками вело к проигрышу¹²⁹). Здесь также снижаются общая тревожность, аффективная пугливость и реакция на безусловные аверсивные стимулы (хотя вижу, что страшно, но не боюсь) при сохранности обработки эмоциональных стимулов в случае быстрого затухания самой эмоциональной реакции. Больше того, носители «длинных» аллелей проявляют тревожность и испуг лишь на начальное предъявление посторонних стимулов (приятных, неприятных и нейтральных), а потом их снижают, сохраняя различие приятных и неприятных, что интерпретируется как выделение помех. В этой же ситуации европейцы с «коротким» аллелем тревожность тоже снижают, но продолжают реагировать на все три типа стимулов при меньшем затухании эмоциональных реакций. Поэтому в совокупности они будут

128 Это в рафинировано-чистом виде помехоустойчивость-автономизация от среды, рассматриваемые как магистральный путь адаптивной эволюции в рамках ЭТЭ: даже базовый интеллект и весь прошлый опыт оказались среди помех! Животные здесь автономизированы равно от внешнего окружения и внутренней среды воспоминаний. Правда, дизайн опыта не позволяет установить, идёт ли автономизация путём отрицательной обратной связи — ключевой признак классического варианта ЭТЭ (включающего теорию дестабилизирующего отбора Д.К.Беляева). Однако в других её вариантах [Филиппенко, 1929; Hall, 2012; Махров, Болотов, 2019] достаточно просто помехоустойчивости.

129 Вспомним, что городские биотопы как раз не предполагают длительного пребывания птиц в одной обстановке даже при небольших индивидуальных участках. Город — калейдоскоп непредсказуемой смены обстановок, и наоборот: возможность долгого обитания в одной обстановке, следования одной и той же поведенческой стратегии — ключевой признак для исходных, реликтовых, а часто и оптимальных [Махров, Болотов, 2019] видовых биотопов, почти никогда человеком не изменённых. Или таких биотопов, где выбора нет, как у домашних животных.

тревожнее, пугливее, менее эмоционально выносливы¹³⁰: лимит времени на любое дело у них тем напряжённей, чем изменчивее среда [Roussos et al., 2010] — как “дикие” виды птиц на первых шагах освоения урбосреды. Младенцы-гомозиготы **DRD4*4R** также выражают свои эмоции (счастье, гнев или печаль) куда энергичней, чем гетерозиготы **DRD4*4/7R** [De Luca et al., 2003]. Даже большее время, затраченное носителями «длинных» аллелей на планирование решения задачи может (хотя и не обязательно) сыграть им на пользу в изменчивой среде — так больше шансов для корректировки, больше мощность комбинаторики. «Короткие» повторы **DRD4** выигрывают постольку, поскольку среда стабильна. Хотя общая эффективность решения задач теми и другими сравнима, вклады планирования и воплощения у обоих различны [Roussos et al., 2010].

Снижение зависимости от вознаграждений и от вреда позволяет носителям соответствующих аллелей **DRD4** чаще выбирать рискованные стратегии поведения, и дольше держаться их. Они рискованные игроки и продолжают играть, несмотря на малый/редкий выигрыш или даже на проигрыш [Roussos et al., 2010]. Однако нечувствительность к вознаграждению — ангедоничность — может заставить и искать его чаще. Вместо поиска удовольствия, когда с достижением того прекращается и поведенческая деятельность, идёт погоня за удовольствием, когда его достижение не останавливает, а стимулирует либо чаще повторять данное поведение, либо всячески его разнообразить (ибо базовый интеллект не нарушен): комбинировать, играть во множество разных игр так, чтобы вред/проигрыш одной возмещался удовольствием другой¹³¹. Действительно, европеоиды с «коротким» **DRD4** характеризуются высоким уровнем возбуждения, склонностью избегать дополнительной стимуляции, даже если оценивают ситуацию положительно, внешне выражая счастье. Напротив, носители «длинных» **DRD4** с их низким

¹³⁰По предположению P.Roussos et al. [2010], за большую эмоциональную выносливость европейцы с «длинными» повторами **DRD4** расплачиваются нарушением работоспособности, когда для принятия решения нужна эмоциональная обратная связь. Если так, то перед нами искомое разрушение регуляторного контура, отнюдь не ведущее к дестабилизации: все испытуемые были нормальными здоровыми добровольцами без проблем с психикой. Дело в том, что данное разрушение может быть комбинаторно скомпенсировано, а когнитивные механизмы принятия решений и планирования сохранены. Больше того, в повторяющейся ситуации высокой изменчивости среды нарушение этой обратной связи может купировать дистресс, защищать от беспокойства и депрессии, отвлекая внимание от эмоциональных невзгод [Roussos et al., 2010], а если рассудок расценивает хотя бы часть их как безопасные, то и обращая их в искомое удовольствие. См. преобразования поведения при урбанизации в главах 3 и 5.

¹³¹Действительно, подростки с низким уровнем экспрессии **DRD4** потребляли больше закусок, компенсируя дискомфорт от низкого социально-экономического статуса, чем повысили риск ожирения. При высоком статусе тот же уровень экспрессии **DRD4** ассоциирован с меньшим перееданием закусок [Portella et al., 2020]. Однако, зависимость небалансовая: в обоих случаях возможен и описан порочный круг.

уровнем возбуждения склонны искать стимуляцию [De Luca et al., 2003]. К этому мы вернёмся в главе 5, обсуждая использование «городскими» птицами стрессоров, признанных ими не опасностью, а лишь беспокойством.

Способность к категоризации, приоритизации и их пересмотру требует памяти. Причём это кратковременная исполнительная память, «удерживающая» именно высокоприоритетные черты несмотря на решение отвлекающей второстепенной задачи, а не кратковременная рабочая (отвечающая, например, за вспоминание событий по порядку¹³²). Первая лучше у носителей «длинных» аллелей¹³³, причём они доминируют¹³⁴, на вторую влияние числа повторов **DRD4** не выявлено [Görlick et al., 2015; Xie et al., 2015]. На избирательное запоминание контекстуально новых или необычных признаков также влияет однонуклеотидный полиморфизм -521C/T в промоторе **DRD4**: С-аллель улучшает память, но при повторном предъявлении тех же признаков эффект пропадает [Strange et al., 2014]. Наконец, несмотря на ангедоничность, эмоциональный фон управляет приоритизацией: когда у испытуемых с «длинными» **DRD4** провоцировали грустное настроение, у них росло внимание к чертам выражения лица, связанным с грустью и/или страхом [Wells et al., 2013]. Надо ли говорить, что в экстерьере носителей разных аллелей **DRD4** — людей (разных рас), собак, обезьян — всеми цитируемыми авторами отнюдь не отмечено синдрома дестабилизации, неизменно возникающего при одомашнивании [Трут, 2007, 2008]? Он же отсутствует у «городских» птиц, см. главы 2.6, 3.

В приоритизации и связанных с ней субпризнаках вклад **DRD4** определяется внутренней и внешней комбинаторикой. Внутренняя — комбинаторика полиморфизмов разных районов гена **DRD4**, см. **рис.7** для

¹³²Чем сложнее изготовление орудий [Read et al., 2008] и выше сложность высказываний, тем важнее такая память, что прорисовывает связь между полиморфизмом **DRD4**, урбанизацией, распознаванием песен у птиц, речи и способности к языкам у людей. Вновь перед нами ГР похожести Вавилова — отбор на эти функции никак нельзя назвать конвергентным: конвергенция в эволюционной теории [Тимофеев-Ресовский и др., 1977] — сходство из-за отбора общим фактором среды (как вода для рыб и китов), аналогия — отбор общей функцией организма; здесь нет ни того, ни другого. См. подробнее главу 2.10.

¹³³Сходный результат выявлен у верветок [Bailey et al., 2007; James et al., 2007], но здесь дизайн опыта не позволяет оба типа кратковременной памяти различить. Вербетке надо просто вспомнить, в какой в ряду ящик положено лакомство, через время, заданное экспериментатором. С человеком (и только с ним) возможен более сложный дизайн: испытуемому кратковременно показывались строка букв и арифметический пример, затем — карточка с ответом на него, так что решать не обязательно, достаточно лишь прикинуть, верно или нет предложенное. А дальше испытуемым предлагали воспроизвести последовательность букв в строке: в каждом опыте приоритет у воспроизведения выше, но в сумме опытов должно быть не <85% верных решений примера [Görlick et al., 2015].

¹³⁴Интересно рассмотреть гены, ассоциированные с такой памятью у людей, как кандидатные «гены урбанизации» для птиц и других позвоночных.

синиц [Fidler et al., 2007]. У человека найдено 5 таких функционально-значимых и полиморфных районов [Paterson et al., 1999]: выше обсуждавшийся экзон 3, где полиморфизм не ограничен лишь повторами; интрон 2; экзон 1, у *H.sapiens* ассоциированный с бредовыми расстройствами [Catalano et al., 1993], и два участка в 5'-районе¹³⁵. Три из них перекрывают «подпись» приспособления к урбосреде в **DRD4** *P.major* [Müller et al., 2013b]; перекрытия в экзоне 3 [Müller et al., 2013a, 2014] и промоторе [Riyahi et al., 2015] описаны для других урбанизированных видов. Два района функционально изучены у собак [Hejjas et al., 2007; Ni-

135В одном из них и лежит упомянутый SNP -521 C/T (rs1800955). Его связь с детекцией мозгом сигналов об ошибках и их коррекции для европейцев показана в случае обоих канонических маркеров ошибки — потенциала в ответ на её совершение и MPT-активации дорсальной передней части поясной извилины. Оба маркируют антисаккадную ошибку, но опираются на разную нейро- и генетическую основы [Agam et al., 2014]. Связь с вероятностью самих ошибок не выявлена. Мнения же о связи SNP -521C/T с отношением к новизне противоположны (что ожидаемо при такой ассоциации с разными маркерами ошибок): от её наличия, отмеченной параллельно у японцев и венгров [Ronai et al., 2001] до отсутствия [Ekelund et al., 2001]. У немцев не найдено связи данного SNP или экзона 3 **DRD4** с поиском новизны и экстраверсией [Strobel et al., 2003]. Столь же противоположны мнения об аллелизме человека по дупликации в экзоне 1, делеции в нём (последняя даёт нуль-аллель **DRD4**) и аллелизме по внеповторным мутациям экзона 3 **DRD4** [Gelernter et al., 1997].

С другой стороны, широкий разброс в интерпретации данных по стратегиям поведения людей в отношении новизны заставляет тщательно подходить к дизайну эксперимента. «С точки зрения эволюции» разнообразие дизайнов как раз и соответствует разнообразию а) обстановок, с которыми время от времени сталкивается организм и к которым надо адаптироваться («ландшафты страха» или «притягательности», «острова» местобитаний, меняющиеся вдоль городского градиента), б) разнообразию способов адаптации, от типов совладающего поведения и их смены до комбинаторики генов в комплексном признаке, попадающем под отбор. Здесь просто не может быть «серебрянной пули» — единого модуса реагирования, «самого подходящего» на все случаи жизни. Повторяющиеся попытки его сыскать на путях суммации или оптимизации нескольких таких модусов, фиксированных в тех или иных частных обстоятельствах [Шварц, 1980; Креславский, 1993; Кунин, 2017] или на путях любого дистанцирования от среды, будь то автономизация [Шварц, 1980; Шмальгаузен, 1983], оппортунистическая деспециализация, специализация на неспециализацию [Шмальгаузен, 1983] или «вскрытие» мобилизационного запаса изменчивости, отбор на её увеличение в любой среде [Махров, Болотов, 2019], эволабельность, эмерджентность и др. [Herton, Freeman, 2014]) неадекватны в теоретическом плане. Все эти способы эволюционирования заканчиваются для популяции одинаково неудачно — ловушкой эндемизма, связанной или с соответствующим ландшафтом [Суслов и др., 2019, Suslov et al., 2019] или с экологической нишей. Последнее происходит со всеми домашними животными, но никогда — с урбанизированными птицами, млекопитающими, рептилиями.

Данная ситуация явно выходит за рамки неопозитивистской логики науки, созданной в основном работами Карла Поппера на «парадном примере» физики [Койре, 1985]: вместо фундаментальной воспроизводимости *experimentum crucis*, на которую ставили начиная с Декарта, на первое место выходит поиск похожести экспериментов, произведённых с разными видами и в разных обстоятельствах, даже если их результаты диаметрально противоположны [Gelernter et al., 1997]. Логика здесь «нащупывается» лишь эмпирически, по мере «складывания» головоломки из разнородных «кусочков»,

imi et al., 2001; Ito et al., 2004]; четыре есть у приматов [James et al., 2007; Bailey et al., 2007; Shimada et al., 2004; Seaman et al., 2000; Inoue-Murayama et al., 2000; Livak et al., 1995]. У человека, но не антропоидов, выявлен полиморфизм по тандемной дупликации в 5'-районе на 1,2 тыс. пар нуклеотидов выше иницирующего кодона: полиморфный район охватывает сайты транскрипционных факторов [Seaman et al., 1999]. У большинства видов пока изучен полиморфизм экзона 3. Внутренняя комбинаторика даёт большое число аллелей [Lakatos et al., 2002; Ito et al., 2004; Hejjas et al., 2009], частично функционально перекрывающихся, т.к. фенотипический эффект полиморфных районов опирается на разные биохимические модули: работу с G-белком [Ma et al., 2010], метилирование [Hodgson et al., 2019], альтернативный промотор [Hejjas et al., 2009], модуляцию мощности основного промотора [Strange et al., 2014; Seaman et al., 1999] и др. Это обеспечивает гомологические ряды Вавилова — сходные фенотипы «на выходе» при разной комбинации аллелей по одним субпризнакам и различные по другим.

Внешняя комбинаторика связывает **DRD4** с генами ферментов катаболизма **MAOA**, **ALDH3A1**, **COMT** (возможными кандидатами в «гены урбанизации»¹³⁶) и с генами транспортёров моноаминов, обеспечивающих их обратный захват (**SERT**) [Richards et al., 2016; Iofrida et al., 2014; Alfimova et al., 2014; Barr, Driscoll, 2014; Ma et al., 2010; Armbruster et al., 2009; Auerbach et al., 2010]. Из генов синтеза отмечена функциональная связь **DRD4** с геном **TH** (тирозингидроксилазы) [Wan et al., 2013]. В компаунде порождаются ГР к фенотипам внутренней комбинаторики **DRD4** либо фенотипы поиска / исследования новизны, которые не даёт ни один ген в отдельности [Zenner et al., 1998; Kühn et al., 1999; Schmidt et al., 2007; Lakatos et al., 2003; Wan et al., 2013]. У генов катаболизма дофамина также повышена скорость эволюции в сравнении с генами его синтеза [Ma et al., 2010]. В свою очередь, сами гены внешней комбинаторики **DRD4** имеют собственную, внутреннюю комбинаторику [Kubinyi et al., 2012; Maddox et al., 2017]. Как и в случае с **DRD4**,

предоставляемых разными исследователями, почему за 25 лет так и не сложилась в систему [Gelernter et al., 1997] (вот и мы пробуем складывать). Правила данного стиля естественнонаучного исследования были высказаны Н.И. Вавиловым ещё 100 лет назад, но до сих пор игнорируются майнстримом, при всём почитании личности Николая Ивановича. Он же дополнил поиск похожести (приём, известный уже средневековым схоластам) построением её градиента в разнообразных вариациях обстоятельств проявления [Вавилов, 1919, 1935б; Vavilov, 1922], выявлением с его помощью общей генетической основы [Вавилов, 1935а] и условий для её формирования [Вавилов, 1920, 1929аб, 1931]. Дальше идёт проверка, близкая к неопозитивистской, но в серии перекрывающихся синтетических экспериментов [Вавилов, 1936].

136И пересмотреть случаи типа сейшельской камышовки *Acrocephalus sechellensis*, где не выявлено ни полиморфизма **DRD4**, ни связи полиморфизма **SERT** с исследованием новизны [Edwards et al., 2015].

значимость последней разнообразие обстановок может нивелировать или подчёркивать [Madrid et al., 2018].

В итоге, **DRD4** стал самым быстро эволюционирующим из **DRD2**-подобных рецепторов [Ma et al., 2010] и одним из самых — среди генов рецепторов нейротрансмиттеров у млекопитающих, как в «дальнем» филогенезе (между человеком и грызунами [Iwama, Gojobori, 2002]), так и в «ближнем», наиболее быстром («городские» vs исходные популяции птиц). Однако **DRD4** нет среди генов domestikации, которым присуща высокая дифференциальная экспрессия у «ручных» или агрессивных лисиц [Wang et al. 2018] либо крыс! (доместикационный эксперимент — другой случай «ближнего» и быстрого филогенеза; масштаб филогенетического расстояния между грызунами и хищными сравним с таковым между ними же и приматами). Среди них нет и гена **SERT**, чьё влияние на поведение различно при противопоставлении свободы выбора деятельности, разнообразия обстановок для действия особи [Maddox et al., 2017; Madrid et al., 2018] отсутствию возможности действовать, сокращению выбора, локально-обстановочной бедности (т. е. именно средовым изменениям при domestikации). Сокращение возможностей выбора и действия в отношении других особей создаётся и опытом повторяющихся побед в агрессивных конфликтах, или хронической депрессии у тех, кто их раз за разом проигрывает [Кудрявцева, 2013]. Нет **DRD4** и в наборе быстро эволюционирующих генов, общем для четырёх видов домашних животных и человека, названных «генами domestikации» ([Theofanopoulou et al., 2017]. Зато экзон 1 **DRD4**, связанного с агрессией и импульсивностью [Bart, Driscoll, 2014; Wush, 2018] попал под отбор на агрессивность у *шамо* — японских бойцовых петухов, и долгокукарекающих (тоже проблема с подкреплением?) петухов *наганакидори* [Komiyama et al., 2014].

Подведём итог. Высокие показатели приоритезации и связанной с ней оперативной памяти делают непредсказуемую урбосреду относительно комфортной: как минимум, носители данных качеств лучше справятся с «городскими» проблемами. И наоборот: особи с низкими избирательностью внимания / объемом оперативной памяти «расценят» урбосреду как некомфортную и/или опасную, почему покинут город либо «отступят» на крупнейшие «острова» природных территорий. А это интенсифицирует «сортировку» особей между обоими ландшафтными альтернативами, ускорит отделение «городских» популяций, их дивергенцию по экологии/поведению, с одновременным снижением груза элиминации (глава 2.3-2.4). Это ускоряет микроэволюцию, и тем больше, чем значительней альтернативность обоих ландшафтов и экстремальней урбосреда для данного вида [Alberti et al., 2017; Johnston, Munshi-South,

2017; Liker, 2020]. Одновременно последняя делается безопасней в плане риска вымирания новообразованной популяции.

Приоритезация и оперативная память критически важны:

I. При жизни в изменчивой среде;

II. Когда формы демонстраций, используемых в коммуникации между особями — знаки (а то и символы), а не просто стимулы, пусть даже специфические. Т. е. они распознаются по инварианту формы, характерный образ которого «кодирует» значение сигнала, почему при демонстрировании воспроизводится устойчиво и точно, несмотря на «помехи», резко возросшие в урбосреде [Фридман, 2013]. Для птиц это значимо в силу постоянства сигнального репертуара (набора таких демонстраций, используемых в охране территории, поиске партнёра, уходе за ним в паре и других значимых для вида контекстах общения), для людей — при базовом владении одним и тем же языком. Это же верно для сигналов среды (включая предвестники, в том числе телодвижения особей других видов) и распознавания по ним значимых для птиц ситуаций («на кормушке», «кошка поблизости», «люди гуляют», «подростки носятся», «машины едут» и пр.), с возможным их изменением в будущем. Так, бристольтские чайки трёх разных видов (озёрная, клуша *L.fuscus* и серебристая *L.argentatus*) целенаправленно собираются у школ во время перемен, когда дети перекусывают на свежем воздухе. Возле центров по сбору мусора они концентрируются в часы подвоза свежих отходов, но в городском парке, где кормятся дождевыми червями и прочими беспозвоночными, активность не зависит от доступности антропогенных кормов [Spelt et al., 2020].

Урбанизированные серебристые чайки на побережье графства Корнуолл (Великобритания) боятся прямого человеческого взгляда и значимо ближе подпускают людей, смотрящих вниз, не на них. Большинство чаек бросает стянутые у людей чипсы, если на них посмотреть. 19 из 74 чаек, однако, были достаточно смелы, чтобы подойти и схватить еду, когда люди на них смотрят, хотя это заняло в среднем больше времени [Goumas et al., 2019]. Однако это не простой страх, влекущий за собой избегание: направление взгляда и действий они отслеживают, предпочитая потроганную человеком еду. «Предпочтение потроганного» распространяется и на несъедобные объекты [Goumas et al., 2020].

III. В поиске наиболее референтного носителя всех названных сигналов при взаимодействии животного с разными типами компаньонов (особи своего или близких видов, разные категории событий вокруг, значимых и не очень), а также **III.1.** когда нужно освоить чужую речь (на уровне смысла, а не грамматики), выявить кто здесь главный, расширить умелть;

IV. При оценке опасности среды.

Однако ситуации **I-IV** заведомо отсутствовали в отборе ручных vs агрессивных лисиц или крыс/мышей в ИЦиГ СО РАН! Поэтому там до сих пор нет моделей, позволяющих изучать ситуации **I-IV** — как и любые другие, предполагающие гетерогенность среды и свободу выбора особью более благоприятных для неё вариантов средовой мозаики. Отбор по **DRD4** в опытах Д.К. Беляева и его последователей просто не велся: не позволял дизайн эксперимента. Это хорошо объясняет отрицательные результаты анализа дифференциальной экспрессии генов по данным чип-сека [Брагин и др., 2019]. Отбор «городских» вариантов генов урбанизации не отмечен в доместикационных изменениях, изученных в ИЦиГ, в том числе у «ручных» vs «агрессивных» лис и крыс-пасюков, а также неселектированных лабораторных мышей с индивидуальным опытом побед и поражений.

Лис, как и крыс, в течении нескольких поколений отбирали на агрессивное vs толерантное поведение по отношению к человеку. Мышам лишь создали историю повторяющихся побед и поражений в стычках при ссаживании. Для этого к более сильной особи подсаживали заведомо более слабую или наоборот, давали им драться по 5 минут, после чего повторяли; и так до тех пор, пока не сформируется устойчивый, но не наследуемый комплекс поведения победителя (наглый, задиристый, легковозбудимый, поэтому охотно лезущий в драку) и проигравшего (неофобный, всего боящийся, пассивно избегающий драк)¹³⁷. Лисы и крысы здесь демонстрировали наследственные изменения модели поведения в ответ на стресс, мыши модификационные, но также устойчивые. Для обоих «характеров» крыс и мышей (победители vs побеждённые) изготавливали чип-секи, выявившие дифференцированно экспрессирующиеся гены в мозгу, и среди них искали «гены урбанизации» **SERT**, **DRD4**, **ADCYAP1** [Брагин и др., 2019].

Для проведения анализа **WGCNA** на данных **RNA-seq** в образцах агрессивных и ручных крыс количество ридов, выравненных на ген, было подсчитано с помощью функции *featureCounts* в пакете *Subread*. Из выборки исключены гены, на которые не выравнивались прочтения **RNA-seq**. В дальнейший анализ вошло 18000 генов. Анализ дифференциальной экспрессии осуществлялся с помощью пакета **DESeq2** (пороговое значение

¹³⁷Сходная дифференциация психотипов при победах и поражениях в стычках отмечена и у лабораторных крыс. Собственно, это норма для агонистического поведения позвоночных: выигранные и проигранные конфликты имеют своё последствие, специфически увеличивающее вероятность наступления того же исхода в следующем взаимодействии, пусть даже с другой особью, и требующее использования более эффективных демонстраций для его изменения в следующий раз [Фридман, 2013].

0.01). Дифференциальная экспрессия между образцами считалась для трех моделей: 1) генотип; 2) генотип+отдел мозга; 3) отдел мозга.

Результат был неожидан и прямо противоречил исходным предположениям авторов. Среди топ-10 и топ-20 списка дифференциально экспрессирующихся генов беляевских крыс «генов урбанизации» вообще не было (**рис.11**). В первом случае идентифицировали 37 генов, чья экспрессия выше у ручных крыс и 40 — у агрессивных; не выявили и каких-либо ассоциативных связей (Genemania, ANDVisio) **DRD4** с подобными генами. Из них у мышей-победителей или «проигравших» фиксируется только **SERT** в топ-20, но это не показательно. Он облегчает любой стресс, почему экспрессия **SERT** равно повышена у обоих типов мышей сравнительно с контролем, т. е. нет дифференциальных изменений. Анализ представленности терминов *Gene Ontology* и путей *KEGG* с помощью пакета *limma* показал, что у ручных крыс преобладают гены, участвующие в метаболизме сахаров, у агрессивных – в метаболизме пуринов и действующие при окислительном стрессе [Брагин и др., 2019].

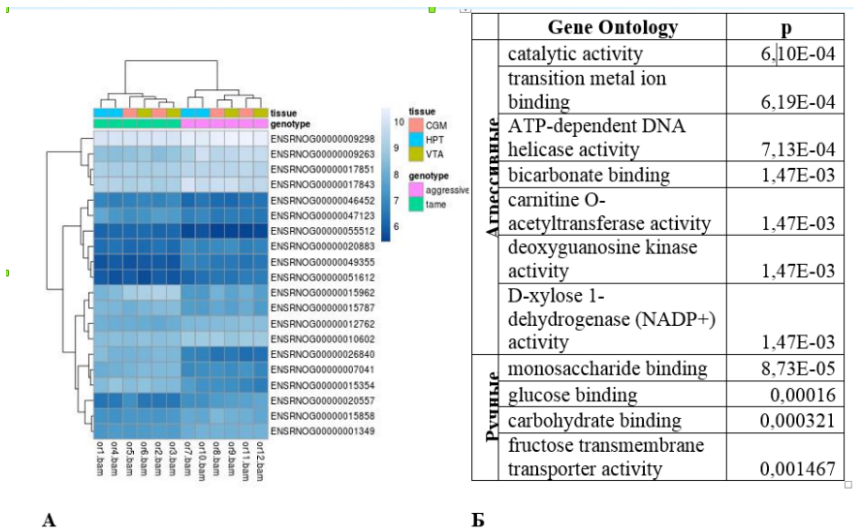


Рисунок 11. А. Наиболее дифференциально экспрессирующиеся гены между агрессивными и ручными крысами; **Б.** Значимые термины Gene Ontology, экспрессия которых значимо выше либо у агрессивных, либо у ручных крыс.

Поэтому даже удивительно, что он не попал под отбор у беляевских крыс. Эксперимент на мышках показывает очень широкую норму реакции его экспрессии, уровень продукта этого гена легко поднять и надолго оставить высоким: всё перечисленное благоприятствует

генокопированию. Зато в обоих моделях вместо **DRD4** очень хорошо дифференциально экспрессируется **DRD2**. Это контринтуитивно: у больших синиц разница спектров SNP по гену **DRD4** фиксируется уже на четвёртом поколении селекции¹³⁸. Она, правда, шла на поисковое поведение [Fidler et al., 2007], но агрессивные vs ручные крысы белаяевской линии резко различны и по нему тоже, а селектируются намного дольше. История с **SERT** столь же контринтуитивна.

Дальше по данным к статье Wang et al. [2018] второй автор специально искал пересечение генов, вовлечённых в урбанизацию «диких» видов птиц, с генами, связанными с domestikацией собственно белаяевских лис. И не обнаружил его! Точней, если оно и есть, то в неидентифицированных областях типа ENSCAFG00000032444, которые не с чем сравнить. Общая картина у лис, видимо, такая же, что у крыс – 146 дифференцированно экспрессирующихся генов у domestikцированных и диких лис отвечают за общую активность гормональных и нейротрансмиттерных систем, за регуляцию онтогенеза, но не решение конкретных проблемных задач (в противоположность «генам индивидуальности»). Их пересечений с «домestikационными» списками дифференциально экспрессирующихся генов пока не найдено: из просмотренных 20 генов нет ни одного ни в «лисьем» списке, ни в «крысином» [Chadaeva et al., 2018; Брагин и др., 2019]. Интересно посмотреть и гены, связанные с пением у птиц, где также задействованы рецепторы **DRD**.

Как все это объяснить – пока не известно. Единственно, что можно сказать точно: это ещё один факт, показывающий, что Д.К. Беляев открыл яркий, красивый, интересный, но все-таки очень специфичный отбор, связанный со строительством «второй природы» человеческой деятельностью, отчасти с самим антропогенезом, и именно потому вряд ли возможный в дикой природе [Suslov, 2018; Брагин и др., 2019]. Поэтому и не получается объяснить происходящее с «дикими» видами птиц, млекопитающих, рептилий при освоении городов и других «рукотворных ландшафтов» на основе domestikационной модели. Попытки так делать — следствие нынешней научной моды — грешат постоянной подгонкой

¹³⁸«Городские» популяции разных видов птиц, в которых отыскиваются те же различия по **DRD4**, образуются за сравнимое (весьма небольшое) число поколений [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.1].

«некрасивых фактов под красивую теорию¹³⁹», и всё время используют ложные аналогии, негодные для прогноза происходящего.

Есть и более общие соображения, почему нельзя прямо экстраполировать результаты Д.К. Беляева на природную эволюцию. Доместиканты, «продукты» дестабилизирующего отбора, дают яркие гомологические ряды изменения морфологии, поведения, гормонального статуса. Однако в законе гомологических рядов Н.Н. Вавилова редкие варианты признака в центрах происхождения доминантны, в опытах же Д.К.Беляева – рецессивны или полудоминантны. Как правило, особи выживают посредством доминантных генов и вопреки скрытой изменчивости любой природы (полудоминантным и рецессивным генам). Если последняя даст полезный фенотип – отбор сделает все, чтобы она перестала быть скрытой (глава 2.10).

Во-вторых, и это главное, гомологические ряды Вавилова равно выявляются и у одомашнированных, и у диких популяций, видов или родов, гомологические ряды Беляева – лишь при одомашнивании. Последнее не зависит от таксономического статуса: одомашненные лиса, собака, корова и лошадь показывают множественные сходства между собой (в том числе и по генам, оказывающимся под отбором), у диких же псовых нет признаков собак¹⁴⁰ и беляевских лис. Если только не считать

139Фридрих Вёлер писал своему учителю (и виталисту) Якобу Берцеллиусу в связи с «убившим» витализм синтезом мочевины из цианата аммония, что он стал свидетелем «великой трагедии в науке — убийства прекрасной гипотезы уродливым фактом», см. «Красивые теории, отвергнутые из-за сопротивления некрасивых фактов», <http://www.socialcompas.com/2017/03/23/krasivye-teorii-otvergnutyie-iz-za-soprotivleniya-nekrasivyh-faktov/> Затем это повторил Томас Гексли в 1870 г.: «The great tragedy of Science — the slaying of a beautiful hypothesis by an ugly fact».

Когда гипотеза уже стала теорией, многие склонны «спасать» её авторитет (вместе с красотой) за счёт «подгонок» к ней фактов разной степени неприличия, как минимум пока она помогает в конкретных исследованиях (решает «головоломки» по Т.Куну). См. примеры: «Как проигрывают учёные», <http://www.socialcompas.com/2016/06/13/14019/> «Мужской мозг», «женский мозг» и научный метод», <http://www.socialcompas.com/2019/06/27/muzhskoj-mozg-zhenskij-mozg-i-nauchnyj-metod/> В этом состоит парадигмальность науки.

140Хотя вообще вероятность их появления высока. В филогенезе *Canis familiaris* они независимо получены, как минимум, дважды: “высоким” искусственным отбором с работой по родословным и “низким” искусственным отбором на грани неосознанного. Так, собаки Северного Вьетнама исключительно разнообразны, по экстерьерным и конститутивным признакам точно «повторяют» известные в мире породы или даже их предков, см. Власенко А.Н. Об аборигенных собаках Вьетнама, <https://antropogenez.ru/dog-1/> Поэтому говорят о Северовьетнамском центре (СВЦ) разнообразия пород. Это горная область, населённая мозаикой этносов, живших ещё недавно традиционными типами хозяйства, где собаки — сторожа или сопровождают хозяина на охоту. Поэтому ГР между разнообразием пород всего мира и пород в СВЦ затрагивают лишь внешность, типичного для каждой из пород поведения здесь нет. Логично предположить, что богатство внешности возникло из-за дестабилизирующего отбора и закрепилось как замена тавра – по виду собаки можно предположить этнос её хозяина. Тем более, что в СВЦ присутствуют и собаки, подобные динго, волку и красному волку *Cuon alpinus* – только эти три формы из наличного

таким признаком банальную разницу в размерах (волк и кустарниковая собака), но тут обычное объяснение СТЭ просто бросается в глаза [Suslov, 2018; Брагин и др., 2019].

Так как **DRD4** оказался связанным с приоритизацией внимания и объемом рабочей памяти, было бы интересно посмотреть гены у людей, могущие решать сходные задачи: влияющие на объем рабочей памяти, на задачи категоризации, на задачи языковой беглости (когда нужно назвать за ограниченное время термины одной категории – животных, профессии и пр.) и на решение задач на фоне отвлекающих действий. Увы, все они недоступны для применяемых в ИЦиГ методик тестирования на агрессию / domestikizirovannost'.

2.8. Заключение. Отличия стрессоров, к которым приспосабливаются: неопределённость при урбанизации vs страх при доместикации

Мы видим множественные различие микроэволюционных изменений, происходящих при урбанизации, с одной стороны, и доместикации с другой. Они вызваны разными селективными давлениями, затрагивают разные структуры и «на выходе» формируют разное поведение (и разные жизненные стратегии в популяциях). Наиболее общее объяснение данных различий можно найти в разности стрессоров, к которым животные приспосабливаются.

В случае урбанизации «диких» видов это средовой стресс: нестабильность, изменчивость, гетерогенность урбосреды. «Городским» птицам здесь требуется долговременная устойчивость существования «вопреки» данным изменениям и многообразию ситуаций, в которые они вовлекаются. «С точки зрения» вида, урболандшафт предстаёт квинтэссенцией антропогенно изменённых ландшафтов вообще; по названным показателям с ним сравнимы новые территории далеко за пределами ареала, осваиваемые при завозе человеком [Фридман и др., 2016; Фридман, Суслов, 2018; Фридман, 2018]. Отсюда отбор на лучшее распознавание значимого в происходящем, большую смелость и готовность к исследованию, с ростом резистентности ко всему прочему; большие точность переключения между разными видами активности и «дозирования» интенсивности реакций по цели, т. е. всё отличающее «городских» птиц от «лесных» или «сельских» [Lowry et al., 2013; Dukatez et al., 2020; Lefebvre, Aplin, 2020]. По данной причине изменения «естественной истории» вида в городах направлены в ту же сторону, что и разнообразия и встречаются в «дикий» природе.

при освоении прочих «рукотворных ландшафтов» и/или новых территорий, они лишь наиболее множественны и выражены резче всего (по каждому из аспектов, затронутых изменением).

При domestикации стрессор — страх перед человеком и искусственным окружением (вольер, хлев и т. д.) — действует здесь и сейчас. При разведении важно, чтобы лисицы не бросались на человека и одновременно не метались по вольеру, не шарахались от него на сетку. Так отбираются звери, дружелюбные к людям и толерантные к сделанным ими изменениям обстановки, поскольку заведомо несвободны в её выборе или изменении. Напротив, у «городских» птиц и зверей свобода выбора условий существования и/или свобода их изменения резко повышена, в том числе по сравнению с исходными биотопами. Из всех «рукотворных ландшафтов» именно города создают им самую гетерогенную, нестабильную среду обитания, ещё и меняющуюся быстрее всего: стохастика «местных» изменений здесь сплавлена с направленной трансформацией всего «кружева» ландшафтных мозаик. Главнейшая проблема приспособления здесь — точность выбора и отреагирования значимых изменений, с ростом устойчивости ко всем прочим, а отнюдь не терпимость к ним. Последняя, если и значима, только для «традиционных синантропов», самой уязвимой части городской авифауны, с максимально неустойчивыми популяциями. Популяции видов-синурбанистов, наоборот, в тех же условиях устойчивы, часто растут численно и расширяют внутригородской ареал, хотя занятый ими «архипелаг» биотопов меньше по площади, и часто меняется в неблагоприятную сторону сокращения площади «островов», всё более случайного размещения их по территории вместо прежнего группового, роста изоляции их друг от друга и пр. [Фридман и др., 2016; Фридман, Суслов, 2018; Фридман, 2018].

В урбосреде важнее всего стресс, созданный жизнью в неустойчивом «кружеве» биотопов, при его постоянных и быстрых изменениях, стохастических в одном масштабе времени и пространства, направленных — в другом. Местообитания всех «городских» видов не сплошные, а представляют собой «архипелаг», «острова» которого исключительно нестабильны: старые сокращаются, делятся, меняют конфигурацию, появляются новые в неожиданных и непредсказуемых для птиц местах, радикально меняя их общее «кружево» внутри города. В этих условиях выигрывают особи, которые вовремя уйдут с сокращающихся местообитаний и займут вновь образующиеся, т. е. успешно адаптируются к жизни в условиях изменений, «следуя за средой» (включая социальную).

Они укрепляют биотопические, территориальные, социальные связи с соседями в группировках, пока данный «остров» местообитаний стабилен, но сразу (а чаще заблаговременно) рвут эти связи при разрушении биотопов. Так они избегают и «экологических ловушек»: ими

часто оказываются местообитания, наиболее сходные с природными аналогами. Особи, концентрирующиеся там и жёстко следующие видовому стереотипу, с высокой вероятностью губят потомство или гибнут сами, а успешное размножение достигается в более изменённых местообитаниях, требующих выработки нетипичных кормовых методов, нетрадиционных мест гнездования и других приспособлений [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016; Фридман, 2018].

Поэтому «городской» популяции «требуется» каждый раз заново перераспределять население по «островам» изменяющегося размера и «качества». Это одинаково изменяет «конструкцию» пространственно-этологической структуры популяций всех «городских» видов, даже неродственных и экологически различных, причём не только в городе, но и прямо со «стартовых позиций» урбанизации в регионе. Буквально в последние годы это случилось у красноголовых нырков *Aythya ferina*, широконоски *Anas clypeata* и ряда других видов, дотоле не показывающих такой склонности¹⁴¹ (возможно в связи с истреблением последних сходных с природными местообитаний в городе, почему они вынуждены обитать в сильно изменённых биотопах, изменять места или способы гнездования, чего раньше эти птицы избегали [Фридман, 2018, табл.1]).

Больше всего «городских» птиц стрессировал риск не найти годных местообитаний в пункте, выбранном для следующей стадии годового цикла или, найдя природное местообитание, не встретить партнёра, потерять кладку и выводок, т.е. оказаться в «ловушке». Конфигурация «пятен» меняется постоянно, быстро и непредсказуемо для особей, почему много времени уходит на поиски по всему городу мест, подходящих для существования здесь и сейчас; после их отыскания птицы в любой момент должны быть готовы «пропустить ход» в связи с быстрым изменением найденного участка. Это создаёт стресс, «изнашивающий» особей, повышающий заболеваемость, несмотря на большую продолжительность жизни и растущую устойчивость к «островному эффекту». Сходный (хоть менее интенсивный) средовой стресс создан неопределённостью паводков для хомяков *Cricetus cricetus* и других грызунов, спасающихся на незатапливаемых возвышенностях, расположение и доступность которых для них непредсказуемы. Как известно, подобная неопределённость даёт преимущество меланистам. Однако же сильный паводок случается не каждый год, но в урбосреде

141 Это соответствовало ситуации до 2018 г. Увы, городская среда быстро меняется и в Москве — в неблагоприятную для данных видов сторону. В следующие годы усилились «покушения» городских властей на их «лучшие» местообитания, и начавшаяся урбанизация была сорвана [Авилова и др., 2019]. См. также «Пресечение урбанизации птиц как зеркало московского экоцида», <http://www.socialcompas.com/2021/06/21/presechenie-urbanizatsii-ptits-kak-zerkalo-moskovskogo-ekotsida/>

такая динамика местообитаний постоянна, в их «кружеве» диким видам надо жить, а не пережидать. Из этого стресса следует отбор на дифференциацию средовых изменений в окружении индивидов, с выделением значимых, требующих «дальних» перемещений с пересечением биотопических границ, либо своевременной (а часто опережающей) смены поведения на данном участке, с одновременной резистентностью к прочим, составляющим «городской шум». Приспособительные изменения в ответ на данный отбор и составляют урбанизацию «диких» видов птиц и млекопитающих *per se* [Фридман, 2018; Фридман, Суслов, 2018; Брагин и др., 2019].

При успешности этой урбанизации накопление новизны в «городских» популяциях неизменно опережает неблагоприятную динамику биотопов в их ареале: лабилизируя территориальные связи, биотопические предпочтения и социальные отношения между особями в сообществах, «продуцируя» инновации, «городские» птицы быстрее занимают новые, ещё более изменённые и сильней фрагментированные участки растительности, чем «дробятся» и «сжимаются» старые. Отчасти они даже используют результаты таких изменений (и, шире, непрерывно идущей эволюции урболандшафтов) себе во благо. Кто быстрее, кто медленней, они равно расширяют ареал в направлении к центру города, проникают всё дальше в застройку¹⁴², используют всё меньшие фрагменты древесно-кустарниковой растительности, луговых или болотных участков. Следовательно, в ответ на негативную динамику видовых биотопов внутри городов и вокруг, в их зонах влияния, успешно урбанизирующиеся виды меняются контринтуитивно. Их экологическая ниша расширяется: чем дальше, тем больше 1) она включает в себя изменённых и фрагментированных производных основных биотопов и 2) растёт степень изменённости растительности и/или фрагментации «островов» местообитаний, при которой «городские» особи могут устойчиво жить и размножаться, создавать долговременные поселения и пр.

Первый процесс, однако, устойчиво опережает второй, поднимая жизнеспособность новообразованной «городской» популяции и одновременно всё глубже отделяя её от исходной [Фридман, 2018]. Так, певчий дрозд давно обитал в некоторых старых парках и лесопарках Москвы (Сокольники, Погонно-Лосиный остров, Петровско-Разумовское, Останкино, Измайлово). По мере разрастания зон жилой застройки он, скорее всего, вытеснялся в более спокойные места, но одновременно

¹⁴²Отдельные случаи гнездования там отражают успешное освоение видом ближайших лесных массивов, их учащение — успех гнездования в целом. Что хорошо видно по таким случаям для большого и малого пёстрого дятлов в Москве. У первого они до сих пор единичны (хотя случаются), у второго учащались в первой половине 2010-х г., потом же сошли на нет (за исключением одного случая в 2020 г.).

осваивал появившиеся «зелёные» островки вроде кладбищ и новых парковых зон. С середины XX века его численность стабилизировалась, появилась тенденция к колонизации незанятой ранее «зелёной зоны» из центров постоянного обитания (парки и лесопарки). Одновременно вид загнездился на молодых деревьях в структуре озеленения п.Жаворонки и др. населённых пунктов ближнего Подмосковья [Кузиков, 2013].

Если первое медленнее второго — урбанизация вида в данном городе вообще не идёт. Так, она и не начиналась в прибалтийском Калининграде, при регулярном проникновении вида в город и успешном гнездовании отдельных особей, здесь нужны изменения популяционной системы [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018]. Однако многие города Европы — Сопот (130 км от Калининграда), Лубны, Берлин, Гамбург, Вена, Братислава, Прага — им успешно заселены, причём в трёх последних численность певчих дроздов сравнима с чёрными, самыми яркими синурбанистами. В украинских Лубнах *T.philomelos* самый многочисленный из дроздов: он заселил город до центра, в том числе деревья вдоль улиц, дворы, скверы, фруктовые сады. Также в Центральном парке Воронежа к началу 2000-х гг. возникла группировка антропоотерантных певчих дроздов, её численность быстро растёт [Гришанов, Шукшина, 2015].

Если первое вдруг отстаёт от второго — урбанизация останавливается и обращается вспять, даже если успешно шла ранее, вплоть до исчезновения уже возникшей популяции. Так случилось с рябинником *Turdus pilaris* в Кёнигсберге 1930-х гг.¹⁴³ [Шукшина и др., 2014] и с сорокой в Донецке [Тараненко, 2018]. Во втором случае вид проник в город в 1970е, но почти полностью исчез в 1990е. Затем, после довольно продолжительной ремиссии, популяция восстановилась. Видим, что различия в стрессорах современного города, с одной стороны, и систем разведения домашних животных в с/х ландшафте доиндустриальной эпохи, с другой, объясняет существенные различия урбанизации и доместикиации, видов-синурбанистов в городах и домашних животных вблизи человека.

2.9. Специфика конкурентного вытеснения при урбанизации

Это различие в стрессорах при урбанизации и доместикиации задаёт необычность межвидовой конкуренции в городах. В отличие от

¹⁴³Причина исчезновения неизвестна, т. к. в 1940-60-х гг. орнитологических исследований не проводилось. В 1970-1980-е гг. вид не гнезвился даже в городских парках, первые гнёзда в крупных лесопарках на периферии города найдены в 1985 и 1990 г. В 1990-е вид успешно урбанизировался, достигнув высокой численности.

природных сообществ, рост перекрыwania ниш (вплоть до полного совпадения) здесь сам по себе не ведёт к её ужесточению и к вытеснению одного из видов. Вид, эффективней утилизирующий общий ресурс, здесь также не обретает преимущества над конкурентом [Морозов, 2009; Гришанов, Шукшина, 2015; Фридман, Суслов, 2018]. В урбосреде конкурентное преимущество определяется другими причинами: большей или меньшей устойчивостью к её общим проблемам, нестабильности и изменчивости, а особенно к двум их важнейшим прокси — нарушению местообитаний на территории группировок и беспокоящему воздействию людей, собак, техники и пр. объектов на индивидуальных участках. Т.е. оно пропорционально устойчивости особей к средовому стрессу, а паттернов отношений, формирующих пространственно-этологическую структуру популяции — к средовой и демографической стохастичности. В случае сильных различий хотя бы по одному моменту из двух, более устойчивый вид вытесняет близкий из города, даже при более позднем вселении и меньшей численности после вытеснения.

Рябинник так вытеснил чёрного дрозда в курортном г.Трускавце, сирийский дятел *Dendrocopos syriacus* — большого пёстрого в парках городов Украины, в заповеднике «Аскания-Нова», сизарь — синантропных вяхирей в Соловецком монастыре в XVIII в. Домовый воробей теснит полевого *Passer montanus* в городах Камчатки, его распространение там в 1970-80е гг. пресекло успешно начавшуюся урбанизацию курильского горного вьюрка *Leucosticte arctoa brunneonucha* и пр. [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман, Суслов, 2018, разд.5]. Везде, где это специально исследовали, вытеснение одного вида другим идёт несмотря на заведомый избыток ресурсов и местообитаний, везде присутствуют «острова», не занятые ни одним из них. И наоборот: при сходном уровне устойчивости к беспокойству, виды сосуществуют, несмотря на широкое (часто полное) перекрывание экологических ниш, трофических и пространственных. Таковы, например, чёрный и певчий дрозд в Москве и других городах Европы, сорока, чёрная ворона *Corvus corone corone* и сойка в разных городах Германии и т.д. Всё перечисленное образует так называемые парадоксы городских экосистем [Фридман, Ерёмкин, 2009].

Популяции видов, более устойчивых к средовому стрессу, увеличивают численность и расширяют внутригородской ареал на всё более изменённые местообитания, сильнее фрагментированные, с нестабильной обстановкой и пр., неустойчивых — «прозябают» на «островах» биотопов, наименее изменённых относительно природных аналогов и/или с наиболее стабильной обстановкой вокруг. Фактически это «ловушки»: прежний уровень численности вида сохраняется там «до ближайшего изменения», после чего резко падает. Виды с популяционной

системой, более устойчивой в данном городском ареале, с его уровнем нестабильности, гетерогенности и изменчивости биотопов (потенциально пригодных и несколько близким видам), вытесняют туда менее устойчивый вид (-ы), где он вскорости вымирает. Такая дихотомия динамики популяций близких видов на урбанизированных территориях показана как для птиц [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман, Суслов, 2018], так и для млекопитающих [Жигарев, 2004, 2007].

2.10. Урбанизация и гомологические ряды Вавилова

Нетривиальное общебиологическое следствие отбора по «генам урбанизации» состоит в следующем. Характер существования городских популяций больше соответствует модели Вавилова (гомологические ряды изменений и центры происхождения), чем Беляева (дестабилизирующий отбор). Отбор на лучшее «следование за средой», нестабильной, гетерогенной и быстро меняющейся (включая и лучшее пересечение границ, точность переключения между формами поведения, наиболее подходящими «до» и «после» каждой из них), другие аспекты приспособления «диких» видов к урболандштафтам позволяют объяснить парадокс городских гомологических рядов – быстрое формирование при низком разнообразии и наборе признаков. Напротив, характер существования видов-традиционных синантропов частично соответствует и модели Беляева.

Отсюда возникает общетеоретический вопрос о границах применимости закона гомологических рядов, ранее в литературе не ставившийся. Этот раздел посвящён краткому пересказу найденного ответа (полностью изложен в отдельной публикации второго автора).

2.10.1 Введение.

Специализированные городские популяции разных видов живут, делясь на группировки, осваивая окружение, изменчивое по множеству факторов и их сочетаний. Большинство этих видов — лабильной стратегии, особенно «виды-выскочки»; консервативные виды урбанизируются пусть и не сразу, но не менее успешно. Среди изученных видов птиц урбофобов практически нет — всякий не «выпавший» из фауны региона за годы существования «под прессом» растущей агломерации, рано или поздно даст динамичные популяции и урбанизируется [Фридман, 2010, 2018; Фридман и др., 2016]. Ключевым здесь оказывается комбинаторика элементов всякой наличной *здесь и сейчас* адаптации, производимая самой особью, или в всей рамках

популяции, или на любом уровне организации живого (X). Здесь существенны

1) не приспособление отдельных линиджей или групп особей, а максимальный охват или тенденция к охвату сетью таких групп, связанных направленными обменами особями («сортировка» их по поведенческим потенциям, главы 2.3-2.4), всей хоть сколь-нибудь пермиссивной территории (Y);

2) не отбор по немногим признакам, а (пере)ранжирование всего генетического разнообразия популяции в соответствие с его адаптивностью в разнообразии биотопов, стратегий их освоения особями, частотой и вектором обменов между ценопопуляциями, чем бы они не вызывались: рельефом, сигнальным полем, сортировкой и т.д. (Z).

Любой отбор на облигатную несовместимость ценопопуляций препятствовал бы осуществлению X, Y, Z отдельно и в сочетаниях. Отсюда и «застывание» городских популяций на фазе микроэволюции без обособления хотя бы в подвиды (не говоря уж об отдельных видах), даже и при формировании (этолого)-прекопулятивной изоляции между урбанизированными и консервативными особями данного вида: теми, кто (временно) выселился из города, и теми, кто там так и не появился. Этолого-прекопулятивная изоляция стохастически оставляет ненулевой шанс на возобновление обмена генами, что проверяемо по К.Попперу [1995]: надо проследить судьбу вторичных выселенцев из города, производных от «городских» популяций. Будут данные особи столь же демографически обособлены от исходных популяций, как их предки, или в менее привычной обстановке растёт вероятность «пробоя» препятствий к скрещиванию?

Прямой довод «за» даёт нам подъём гибридизации сирийского дятла с близкой формой — большим пёстрым по «фронту» расселения первого вида внутрь ареала второго, в том числе и в урбосреде (городские парки, лесные микрофрагменты, лесополосы и пр. «остатки» растительности в городах и в их зонах влияния). Он неизменно фиксируется в каждом из регионов, вновь заселяемых первым видом, ныне распространившимся к северу до Польши и Тульской обл. (недавние встречи были в Московской и Тверской), а к востоку — до Волги. Наши наблюдения на западе, в центре, на востоке Украины, различающиеся «сроком появления» сирийских дятлов, показывают прекращение гибридизации через несколько лет, после установления аллобиотопии между видами (*D.major* исчезает из прежних местообитаний в городе, остаётся только сирийский). Это же видим в Центральной Европе, включая Польшу. Однако гибридизация повторяется снова и снова при заселении *D.syracus* новых территорий, хотя прибывающие туда особи происходят из местностей, где она уже прекратилась (в рамках доминирующего сейчас

панселекционизма это значит «они прошли отбор на установление изолирующих механизмов»). Смешанные пары возникают и в связи с поселением «городских» сирийских дятлов (вроде «давно и надёжно» обособившихся от *D.major*) в пригородных лесах: островных, балочных, байрачных или приречных лесах, осокорниках или грабинниках [Бутьев, Фридман, 2005; Фридман, Суслов, 2018].

Косвенный довод за «пробой» — судьба диспергирующих особей в «дикий» природе. Общая вероятность найти пару и загнеститься на новой территории у них ниже, но растёт вероятность гибридизации с другими формами, урбанизированными и местными (всесветно распространённые первые — кряква, сизый голубь, домашние собаки и кошки — часто создают угрозу поглощения узкоареальных вторых). Все обстоятельства, снижающие шансы встречи конспецифичных партнёров (малочисленность одной из форм, фрагментация местообитаний, сдвиги сроков прилёта вследствие климатических пертурбаций и пр.), ослабляют прекопулятивные препятствия к скрещиванию, а то и ликвидируют вовсе. Во всех этих случаях растёт половая депривация, поднимая готовность спариваться с хоть как-то подходящим партнёром [Фридман 2012; Фридман, Суслов, 2018].

Другой довод — по крайней мере у мексиканского чечевичника адаптивные изменения при урбанизации (формы клюва и, следовательно, песни) обратимы в «отводках» из городских популяций, заселяющих сельскую местность. Это фиксируется при быстром расширении ареала вида в ранее незаселённые им части США. Успешно заселив территорию, каждая группировка через 5-10 поколений «выбрасывает» стаю птиц из «подвижного резерва», переселяющихся далеко и закрепляющихся на новой территории. Так городские поселения «рождают» сельские и наоборот: форма клювального конуса (определяющая силу укуса) изменяется сообразно твёрдости и размерам семян, поедаемых в каждом из них. В городах доминируют семечки подсолнечника на кормушках, более крупные и твёрдоскорлуповые, чем семена диких трав вне его. Поэтому «городской» вариант клюва (точней, некоторое разнообразие оптимальных вариантов таких клювов, фиксируемое в каждом городе) неизменно возникает из очень разных клювов «сельских» популяций — и наоборот — за одни и те же недолгие сроки [Badyaev, 2014].

Сходно у дрозофил «каньона эволюции» в Израиле (нижний Нахаль Орен, гора Кармель близ Хайфы¹⁴⁴) межсклоновая ассортативность

¹⁴⁴Каньоны, чьё расположение относительно хода Солнца таково, что разные склоны резко различны по инсоляции. На расстоянии полёта дрозофилы или обычной дальности перемещений диаспор у растений находятся две природные зоны — средиземноморский маквис и полупустыня, контактирующие друг с другом [Nevo, 2021]. Границы разнотипных ландшафтов здесь не конвергентны, а дивергентны (нет экотонов, что крайне редко в

скрещиваний высока непосредственно в нём, но не всегда чёткая. Однако она плохо воспроизводима в лабораторной обстановке, равно отличной от обоих склонов [Nevo, 2021]. У всех организмов, заселяющих оба склона, различия между их популяциями адаптивны для каждого из контрастирующих климатов, их население уместно назвать экотипами или экологическими расами. См. данные по дрозофилам (местным *Drosophila melanogaster*, *D. simulans*, или недавним вселенцам из Африки *Zaprionus tuberculata*), растениям и даже цианобактериям [Nevo, 2021]. Дальше, однако, дифференциация форм не идёт. У всех этих групп, в каждом из найденных «каньонов эволюции» (в Израиле их изучали 4: кроме г.Кармель — в Галилее, на Голанских высотах и в пустыне Негев) эволюция «застревает» на стадии экотипов. Сами каньоны существуют с плейстоцена [Nevo, 2021], что больше возраста любого города (3000-4000 гг. до н.э., также в данном регионе: Иерихон, Библ, Дамаск и пр.). Однако недавно вселившийся туда на антропогенном мусоре *Z. tuberculata* филогенетически быстро догнал «старожилов» (*D. melanogaster* и *D. simulans*) по уровню межсклонового разделения популяций. Затем, также как и они, он «застрял» на стадии приспособительной дивергенции популяций без обособления их как форм, оцениваемых как отдельности не только экологически, но и таксономически [Nevo, 2021].

На пессимальном «африканском» склоне общее средовое разнообразие ниже, там важнее контраст стадий: «пятна» повышенной влажности и/или меньшей температуры из-за особенностей почв, мозаики коренных пород или тени камней. При дефиците воды и укрытий от палящего солнца, создающих сильный средовой стресс, всякий подобный «островок» рождает рефугиум для биоты, от синезелёных до грызунов. Опираясь на них как на «базы операций» (станции переживания, места отдыха, очаги воспроизводства и расселения), каждая ценопопуляция увеличивает ареал¹⁴⁵ и боится себя от последствий случайного изменения пространственной конфигурации таких «островов» внешними силами. Для изменения мозаики коренных пород, произведшей этот «архипелаг», нужно уже землетрясение [Nevo, 2021]. Неслучайно в «каньонах эволюции» не отмечено адаптивной дифференциации органов расселения. У дрозофил вместо ожидаемых различий крыльев выявлены

природе, даже существенно изменённой человеком, но типично для границ урболандшафтов при их распространении в регион [Фридман и др., 2016, Введение]).

Для сравнения: Бассов пролив, чьё время существования сравнимо, но берега не столь различны (хотя Австралия всё-же — тропики, Тасмания — субтропики, в плейстоцене там даже было горное оледенение) уже представляет собой барьер для биогенной форезии: редкая местная зерноядная птица перелетит его с полным зобом и кишечником [Кист, 1980]. 145у животных — район патрулирования, включая регулярные «выходы» за пределы рефугиума в разных формах использования уже пессимальной среды, в точности, как у «городских» птиц (глава 2.2).

их гомологические ряды (ГР) на фоне сходной функциональности [Nevo, 2021]. Это сопоставимо со средой обитания наших жаб, для которых летний лес умеренного пояса — пустыня с мозаикой рефугий [Огурцов, 2008]. Однако в ней следует не только существовать, но и конкурировать с рептилиями и другими амниотами, обладающими гораздо лучшим гомеостазом. Однако никто не удивляется отсутствию подвидовой и видовой дифференциации жаб, живущих у рек и ручьёв, от жаб водоразделов, использующих воду почв и временных водоёмов.

Замечательно, что в городах микроэволюционные изменения идут также как и в «каньонах» — быстрая дивергенция «городских» популяций без дальнейшей дифференциации форм, даже подвидового уровня. Притом что один из двух видов птиц, не нуждающихся в урбанизации (освоивших город настолько давно и полно, что исчезли исходные популяции) — домовый воробей — при интродукции в Северную Америку и Южную Африку дал новые подвиды за сходные сроки¹⁴⁶. Больше того, современные города образуют такие же «арены» для микроэволюции, что и каньоны. Её «двигатель» — средовой стресс, приспособляющий популяцию прежде всего к более пессимальным ландшафтам, а тренды приспособительных изменений здесь также универсальны у разных таксонов. Более простые процессы в «каньонах эволюции» проливают свет на урбанизацию «диких» видов позвоночных, отчасти и наоборот.

Момент перехода от приспособления к формообразованию обязательно связан с интенсивностью селективных процессов. Напротив, их данная интенсивность при адаптации (в случае урбанизации она максимальна по экстремальности осваиваемой среды, силе селективных давлений и скорости изменений, глава 1) этому переходу может препятствовать. Если рост изменчивости не канализован, что мешает вместе с запретом на скрещивание диахронно возникнуть и закрепиться обходу запрета? Маловероятна лишь синхрония их появления (но не существования): тот хорошо известный факт, что большинство мутаций нейтральны или вредны, здесь только на пользу. Ведь оба таких случая — «поломки» процесса полового размножения, снижающие его точность, от разных аспектов «распознавания» партнёров до гаметогенеза и других аспектов собственно репродукции [Баклушинская, 2016]. Неожидаемые объединения, выявляемые молекулярной филогенией в филумах, у которых богат интенционал (разнообразие признаков), экстенционал (большое число и разнообразные ранги субфилумов) и описано много случаев гибридизации между видами и даже родами (фазаны, утиные, колибри, псовые, приматы, наземные беличьи и пр., см. [Фридман, 2012; Лавренченко, 2014]) говорят в пользу данных

146https://en.wikipedia.org/wiki/House_sparrow#Subspecies

соображений. Они справедливы даже для макроэволюции и могут отчасти компенсировать её: если сочетание генетической близости и разницы в размерах у группировок моа (*Dinornis spp.*) не говорит об интенсивной надвидовой эволюции, то перед нами виды с наибольшим разнообразием полового или иного диморфизма [Bunce et al., 2009; Коблик, 2010]. Из Новой Зеландии родом и другой пример крайнего полового диморфизма — разноклювая гуя *Heteralocha acutirostris*.

С другой стороны, большинство существующих ныне эволюционных теорий объясняют происходящую эволюцию как экстремально-крайнюю канализацию характеристик, считающихся существенными, или же как её диалектическое снятие¹⁴⁷ — выделенное направление эволюции. Это верно для всего разнообразия концепций в эволюционной биологии: от разных ответвлений современного дарвинизма (СТЭ, ЭТЭ¹⁴⁸ и т. д.,

147Снятие диалектическое (нем. *die Aufhebung*) — преодоление противоречия категорий не в борьбе, а в их синтезе; момент развития, соединяющий как отрицание, так и сохранение утверждения. В философии Гегеля относится к самодвижению абсолютной идеи, в материалистической философии Маркса (диалектический материализм) — к реальным процессам развития сложной системы во времени, с появлением и «запоминанием» новизны в изменениях системной структуры (биологическая эволюция, социальная история и пр.). См. «Про философию биологии», <http://www.socialcompas.com/2016/11/04/15545/>.

148СТЭ и ЭТЭ часто, но не вполне обоснованно противопоставляются друг другу. Их концептуальное содержание на деле едино, разнятся только акценты (что из происходящего считается важным, оказывается в фокусе рассмотрения, а что — на периферии анализа) и терминология (она отражает внутренние ограничения каждой теории, следующие из данного акцентирования). По меткому выражению Ю.А.Филипченко, это своего рода левый и правый фланг дарвинизма, в смысле — взаимно-дополнительные направления внутри общей концепции.

«Правый фланг» — это её классический («майровский») вариант. Он отдаёт предпочтение приспособительной гибкости «ветвей» перед филогенетической костностью «ствола» эволюционного дерева, то есть изменчивость приспособительных реакций индивидов и вариативность специализации «ветвей» филогенетического дерева важнее стабильности типа. Или иначе, априори установлен примат специализации в частных адаптациях перед филогенетической устойчивостью адаптаций широкого значения и их направленным развитием в некотором ряду изменений (прогресс, наблюдаемый в той или иной филогенетической ветви).

В философском плане это теория «эгоистического индивидуализма» субъектов и процессов эволюции в противоположность системно-иерархическому взгляду на первые и вторые. Тогда социобиология и эволюционная психология — «ультраправый» или, точнее, «либертарианский» взгляд на эволюцию. Её субъектами, независимыми, имеющими свою судьбу, оппортунистически приспособляющимися к среде обитания, здесь выступают даже не особи (тем более не популяции), а гены (эгоистичные репликаторы) [Фридман, 2016аb].

«Левое крыло» образуют теории стабилизирующего отбора И.И.Шмальгаузена и эпигенетическая концепция эволюции М.А.Шишкина — К.Х.Уоддингтона. Они акцентируются на филогенетической костности «общего ствола» много больше «адаптивной гибкости», на механизмах устойчивости типа, в том числе вопреки флуктуациям среды, больше, чем на отборе полезных его вариаций (включая приспособление к одной из «ветвей» таких флуктуаций). Они основываются на рационализации онтогенеза — отборе на рост эквивалентности конечной стадии (адаптивной нормы) во всём большем размахе средовой и

включая концепцию биоценотической регуляции эволюции В.В. Жерихина-А.П. Расницына¹⁴⁹) до «пёстрого ковра» бергова номогенеза [Л.С. Берг, А.В. Чайковский, И.Ю. Попов, А. Лима-де-Фариа и пр.], или теорий, сочетающих то и другое (Г.А. Заварзин).

2.10.2. Анизотропия по отбору или выделенные направления эволюции

Успех физики как науки стал возможен после замены Космоса Аристотеля, построенного на незыблемой иерархии признаков-качеств вещей и пространства, космосом Г.Галилея, где пространство безиерархично. Физические системы Джордано Бруно в нём собираются из субсистем (вплоть до атомов) всегда здесь и сейчас, по Законам природы, существующим и действующим везде и всегда. Законы тем более общи, чем больше разнотипных систем «попадает» в их границы применимости [Койре, 1985]. Если среди них окажутся атомы, Закон фундаментален: это картезианская фундаментальность – близость к первоначалам, роль которых сейчас играют законы симметрии [Льюэлли, 1970].

Биология же по-прежнему — царство иерархии Аристотеля. Собственно, он и создал биологию, его мнение о возможности и невозможности взаимодействия частей (как в аристотелевом фонаре) никто не оспорил, его целиком перенесли [Шмальгаузен, 1990] из парадигмы Естественного Порядка («структура X в данной среде не работает, ибо не может, иного не дано») в парадигму эволюции («X не работает, ибо вероятнее устранение отбором комплекса с аберрантным соотношением признаков X вместе с носителями, чем каждый из них в рамках собственной активности «найдёт» способ использовать X в экстремальной среде, чтобы отбор «оценил» уже это). Естественный Порядок Карла Линнея, как и эволюция по Чарльзу Дарвину, зиждется на той самой иерархии качеств, что идёт в ситуации физического эксперимента.

В этой интерпретации разнообразие признаков фенотипа и факторов отбора низко. Оно выровнено географией отдалённых островов, которому далеко до геоморфологического, ландшафтного и т. д. разнообразия

демографической стохастичности, либо на эффекте Болдуина – генокопировании адаптивных модификаций, возникающих в рамках прямого приспособления. См. «Теории биологической эволюции...», *op.cit.*

149О ней как объяснении массовых вымираний геологического прошлого и причин, почему её нельзя применять к нынешнему антропогенному кризису, где урбанизация — важнейшая часть проблемы (а могла быть решением) см. «Что не так с «биоценотической регуляцией эволюции?», <http://www.socialcompas.com/2020/11/09/eshhyo-populyarnye-mify-pro-ohranu-prirody/#i-6>

континентов, условиями содержания домашних животных при одомашнивания [Дарвин, 1941a] или самим организмом — узостью умелта, ограничивающего спектр целей поведения и факторов, которые от «умеет» отреагировать [Дарвин, 1953]. Или оно выравнивается предшествующим филогенезом, о чём см. законы Геккеля-Мюллера, Заварзина-Старка, правила архаического разнообразия, архаического универсализма¹⁵⁰, специализации или адаптивного компромисса [Раутиан, 1988]. В таком понимании эволюции организм лишён выбора, в ней задействована (в смысле «оценивается» отбором) очень малая часть наличного разнообразия морфоструктур, т. е. лишь немногие их признаки (клюв у дарвиновых вьюрков, «миролюбие» при одомашнивании и пр.). Зато именно их вклад в адаптацию очень велик (если не решающ или незаменим), почему выявляется простым наблюдением. Обратная сторона данного случая эволюции — всякая иная изменчивость выведена из-под отбора и растёт. Происходящее на обеих сторонах — выделенные направления эволюции (как они были, например, в физике эфира [Льюиди, 1970]): одно выделено для отбора (именно здесь происходит канализация), другое — от отбора. Налицо анизотропия по отбору, к которой СТЭ пришла, физикализируя биологию, а ЭТЭ сохранила от Естественного Порядка. Спор «правого фланга» дарвинизма с «левым», кто из них более картезианский, атомистский или системный — спор слепых о слоне: кто щупал хобот, кто — ухо, кто слышал рёв, а слона не воспринял никто.

Любая стабильная иерархия соотношения и адаптивных значений признаков в дарвинизме (т.е. заданная глобально, «везде и всегда») есть иерархия выделенных направлений. Это верно для любых объяснений,

150Архаическим универсалам присущ узкий набор крайне широких жизненных стратегий, чьё переклечение в ответ на изменение среды нивелирует все разнообразие обстановок — условий среды обитания, существующих не повсюду, но в данном хронотопе, в отличие от иных, также заселяемых данным видом. Поэтому они выживают стереотипно. Так, к полюсу в Антарктиде исчезают сосудистые растения, затем мхи, лишайники и, наконец, из макрофлоры остаются мелкие водоросли, живущие за счёт адаптаций переживания и эндолитобиоза. Одновременно падают продуктивность и разнообразие экосистем, вместе с жизненными стратегиями их обитателей [Карлтон Рэй, Маккормик-Рэй М., 1988]. То же при архаическом разнообразии с той разницей, что оно позволяет разнообразить стратегии комбинаторикой и разбивкой на комплексы. Его предел — вендская макробиота, где при всеобщем распространении крайне низко разнообразие региональных фаун, в фанерозое архаическое разнообразие приурочено лишь к раннему периоду филогенеза [Рожнов, 2006] и моментам филоценогенетических кризисов вроде пермотриаса. В остальное время его осколки персистируют в субтропиках с их ослабленной абиогенной компонентой отбора, см. В.В.Жерихин. Природа и история биомы средиземноморского типа, <http://www.palaeontolog.ru/Publ/biom.html>. Чего не скажешь про архаических универсалов и архаизацию биоты пустынь (включая глубоководные — абиссаль): там вместе с ними встречаются и неархаичные филумы [Вагнер, 1994]. Все указанные противоречия и не позволяют считать законы архаизмов [по: Заварзин, 1974; Рожнов, 2006] Законами биологии, а ГР архаизмов подводить под ЗГР Вавилова.

хоть как-то отклоняющихся от противоположной ей локальности, задания обстановкой «здесь и сейчас». Жизнь в урбосреде [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман, 2018, глава 2.2) и ситуация отложенной нейтральности (главы 2.4-2.8), напротив, требуют безиерархичности в эволюции. Всякий вектор отбора выделен не больше любого иного, он может «востребовать» каждый признак, в любой момент времени, в любой из субпопуляций вида, населяющей ту или иную стацию внутри города или «сегмент» градиента урбанизации [Evans et al., 2010; Johnson, Munshi-South, 2017; Alberti et al., 2017; Liker, 2020; Sepp et al., 2020]. Единственное, что невозможно, это одновременная эволюция по всему спектру разнообразия (известная дилемма Холдейна). Популяция «платит» за это провалом численности, угрожающим её жизнеспособности: быстрая эволюция по многим направлениям сразу мультиплицирует риск вымирания, наличного репродуктивного потенциала не хватит, чтобы компенсировать возросшую элиминацию [Суслов, 2014]. И в этом ещё одна причина «застревания» специализированных «городских» популяций в фазе микроэволюции: только ресурсы, втянутые «экологическим следом», позволяют существенно увеличить численность (глава 1.1). Либо гибридизация с близкими формами околородового ранга (реже более отдалённая, стимулированная фрагментацией природных ландшафтов «вдоль» городского градиента) облегчает использование для той же цели «чужой» репродуктивный потенциал. В первом случае используется тот самый *другой, но близкий*, чей вклад в эдификацию сети экосоциальных взаимоотношений выше¹⁵¹: часто данные взаимодействия и создают этого

151Наилучший пример — гибридизация большой и белобрюхой *P.minor* синиц на Среднем Амуре, сейчас уже и восточнее. Они раньше справедливо считались группами подвидов в «кругу рас» *Parus major sensu lato*. Первая расселяется на восток по железным дорогам, городам и посёлкам в ареал второй, обе формы пришли в контакт около 150 лет назад в связи с русской колонизацией региона. Препятствий к скрещиванию между ними нет вовсе, кроме аллобиотопии, падающей в направлении с запада на восток, где белобрюхая синица также заселяет посёлки и городские парки. На западе зоны перекрывания ареалов гибридизация ограничена и идёт в узкой полосе контакта урболандшафта с исходной растительностью («дроящейся» городом на микрофрагменты). На востоке, где обе формы живут в посёлках и городских парках, она поглотительна, с тенденцией к вытеснению из населённых пунктов *P.minor*, больше связанной с исходным ландшафтом (как во взаимоотношениях *D.major-D.syriacus*, описанных выше). Отбор против гибридов в обоих случаях не обнаружен, что ведёт устойчивому потоку генов между формами (больше от *major* к *minor*, чем наоборот), при сохранении морфологической дискретности, экологических предпочтений и территориальных связей альтернативных фенотипов [Фёдоров и др., 2006, 2009]. Сходные взаимоотношения развились у большой синицы, завезённой в Алма-Ату и широко расселившейся в регионе, с аборигенной бухарской *P.bokharensis* [Березовиков, 2014].

И без урбанизации воробьиные птицы не только самый многочисленный таксон у птиц, но и таксон, где немайровые виды превышают майровы [Фридман, 2012]. Неожиданно высок уровень отдалённой гибридизации у муравьёв, одного из самых успешных эдификаторов у насекомых. Помимо этого муравьи формируют многовидовые гнёзда, где каждый вид ответствен за свой сектор территории и размножается в себе. Многовидовые

эдификатора¹⁵². Целостность подобного вида поддерживается уже не репродуктивной изоляцией [Майр, 1968, 1974, цит. по: Фридман, 2012], а анизотропией — в том числе и заданной социально, через противоположно направленную «сортировку» разных фенотипов по «подсказкам» сигнального поля, распространяющегося из созданных ими поселений, с распознаванием «своих» и «чужих», включении в состав группировок первых и отвержении вторых при взаимодействии резидентов с «приходящими» особями [Фридман, 2012]. Это и видим во взаимодействии «городских» популяций всех видов с исходной: первая возникает как сток, вторая источник, но обе быстро связываются двусторонней «сортировкой» особей с противоположными поведенческими потенциями, ещё сильнее ускоряющей урбанизацию (главы 2.3-2.4).

гнезда часты в урболандшафте, где высок риск их разрушения: наращивание численности гнезда, позволяющее сохранить «за ним» территорию, выгоднее занятия новых участков с контролем других видов муравьев — стратегии, типичной для суперхищника (англ. *top predators* — хищники на вершине экологической пирамиды) вообще [Захаров, 2011; Резникова, 2003].

Многовидовые колонии, причём со сквозной социальной иерархией особей существуют у грызунов [Лавренченко, 2017], и даже у грызунов с сумчатыми [Кист, 1980]. Наконец, повсеместная гибридизация волка с собакой при депрессии численности волка или полевые сорняки «выходят» на гиперэдификатора — современного человека — через виды, теснее всего с ним связанные.

152 Чаще всего это наблюдается у растений с их (скрытыми) аллополиплоидами и самыми большими на планете гибридными зонами: таковы европейская *Picea europaea* и сибирская *P. obovata* ели, лиственницы Каяндера *Larix cajanderi* и Гмелина *L. gmelini*. Аналогом смешанных пар и межвидовых гнёзд у растений будет симбиоз [Гамалей, 2012], распространённый ещё шире. У рыб и земноводных сравнимую с симбиозом роль играют гибридизация и гибридогенные формы — вплоть до существования видовых геномов без своих особей (поддерживаются только в гибридах, воспроизводящихся посредством кариогенеза, требующего сообитания с родительскими формами) и геномной редукции вида — в таких гибридах от него остаётся лишь митохондриальный геном, весь ядерный перемешан с геномом «вида в особях». См. «Тонкости воспроизводства гибридогенных форм зелёных лягушек», <http://www.socialcompas.com/2016/06/02/13893/>.

Данное отступление в сравнительную геномику необходимо для доказательства, насколько макроэволюция связана с ограничением эволюции, с выделенными направлениями в ней: только так отбор приведёт к «виду вне особей» существующему в «виде в особях». Подчеркнём: вопреки докинзианским идеям «геномного паразитизма», о последнем здесь нет и речи. Выгода от происходящего вполне обоюдна, а гибридогенные формы расширяют ареал: при заражении паразитом ареал гемипопуляции больных в лучшем случае совпадает с таковой здоровых. С паразитизмом здесь путают различие во вкладах в адаптацию, которое мы не раз будем обсуждать. Хотя вырождение паразитизма в симбиоз постоянно имеет место, от появления пластид с митохондриями до организации кораллов и ряда голожаберных моллюсков, оно никогда не вело к «виду вне особей». Свою индивидуальную целостность нынешние митохондрии, хлоропласты, зоохлореллы и зооксантеллы хранят вместе с рабочими органами, нужными бывшему хозяину. А не формируют их вместе, как пара «виды вне особей» - «виды в особях» или как это же «делают» обычные гены в геноме в ходе онтогенеза.

В обоих случаях «сортировка» — беккроссирование на разных родителей: чистокровных или гибридных. Его могут усложнять циклы «партеногенез ↔ половое размножение» (у рыб, амфибий, рептилий; от подобного у дафний с тлями его отличает лишь механизм — мутации перехода с чётной на нечётную плоидность) или «апомиксис ↔ половое размножение», способствующие расширению совокупного ареала. Клоны хорошо «удерживают» ареал и более экспансивны на малых временных интервалах, однако риск встречи с редкими пессимальными факторами среды растёт пропорционально длительности существования в ней, что требует периодически «возвращать» половое размножение. Этот случай, как кажется, от урбанизации предельно далёк, общее между ними — в отложенном размножении, т. е. изменениях жизненной стратегии к «более К-», как в городских популяциях (глава 4). Только речь здесь идёт о половом размножении, не о размножении вообще, о популяции, а не об особи, но о тех же явлениях разного генного вклада в общую генетическую основу признаков и в их адаптивность [Вавилов, 1935а, цит. по: Вавилов, 1987].

Отметим, что классический баланс разнотипных селективных давлений по СТЭ [Северцов, 2008] здесь практически невозможен. Он мыслим лишь если выровнены различия в дарвиновской приспособленности между клонами-особями и половыми особями (либо резидентами городских поселений, размножающимися «в себе» vs скрещивающимися с приходящими «со стороны»). Куда чаще клоны и половые особи заселяют альтернативные биотопы, ландшафты, разные части ареала, почему вымирание одних не влияет на других (так исчезновение природных популяций домового воробья и домового ворона не влияло на городские). Общность разнотипных популяций разных частей ареала, образующих вавиловский «вид как систему», поддерживается не этим балансом, а потоком переселенцев, связывающих их в системное единство, редкими, но систематическими обменами, позволяющими восстанавливать население вида после локального истребления природными или антропогенными катастрофами [Фридман, Ерёмкин, 2009; Щипанов, 2007, 2017, Суслов, 2015].

2.10.3. Случаи Дарвина-Спенсера и Уоллеса-Бейтса

Дарвин, однако, ясно видел, что выюрки посткраниально похожи, а домашние животные исключительно вариабельны в различных чертах строения [Дарвин, 1941а]: это разные полюса градиента изменчивости. Чтобы адаптивно объяснить на одном основании весь градиент, второй отец-основатель дарвинизма Герберт Спенсер, предложил обобщить его,

введя признак-индикатор. Таким «признаком признаков» стала приспособленность (англ. *fitness*, часто заменяемая просто успехом размножения). Если адаптивный смысл признака не явлен в прямом наблюдении, изучим дифференциальное размножение / дифференциальную смертность его носителей: признак сохраняется в меру репродуктивного успеха «на финише» их жизненного цикла (это и есть спенсерово «выживание наиболее приспособленных»). Нейтрализма Спенсер не рассматривал, считал случай Дарвина и свой разными. Роберт Фишер переоткрыл подход Спенсера и обобщил его на все признаки, что и стало краеугольным камнем СТЭ [Тимофеев-Ресовский и др. 1977].

Однако сам Дарвин напрочь отверг спенсерову идею! На сайте эпистолярного наследия классика¹⁵³ мы не нашли причину этого, однако его труды позволяют её реконструировать. Отбор по Дарвину связан с борьбой за существование так, что непосредственно во время неё организмы чувствуют себя хуже, чем без борьбы¹⁵⁴: восприняв эту малоизвестную идею Мальтуса, он положил её в основу теории. Кроме снижения численности проигравших с перераспределением ресурсов от них к выигравшим, в отбор вносит вклад и сам факт борьбы за существование: раны и физиологические проблемы¹⁵⁵ получают и выигравшие, и проигравшие, конкурентный голод не тётка для обоих. Поэтому в борьбе обе «стороны» размножаются хуже, чем без или после неё [Дарвин, 1941аб, 1953]. Отсюда следует, что ни один признак дарвиновых выюрков, домашних животных, прочих модельных объектов эволюционной теории не выведен из-под отбора, все они так или иначе «действуют» в борьбе за существование, но вклад только некоторых выделен и решающ. По Спенсеру наоборот: признаки всегда делятся на вносящие вклад в адаптации своей непосредственной «работой» или

153См. Darwin Correspondence Project, Darwin to Spenser,

https://www.darwinproject.ac.uk/letter/?docId=nameregs/nameregs_4495.xml

154Утверждение, вполне могущее быть опровергнутым, почему известные утверждения К.Поппера [1995] о метафизичности дарвинизма невалидны, это следствие лжи или незнания. Первую данный автор вполне практиковал, правда, в высказываниях по идеологически нагруженной проблематике, см. «Предательство интеллектуалов, ver. 2.0», <http://www.socialcompas.com/2020/09/12/predatelstvo-intellektualov-ver-2-0/#1> В данном конкретном случае скорее имеет место второе: в 1970-х гг. философ таки признал дарвинизм наукой, а не метафизикой [Поппер, 2000, с.81], но лишь уступая давлению или под впечатлением огромных успехов СТЭ. Он так и не указал проверочного эксперимента для «эволюции путём естественного отбора в процессе борьбы за существование» (как можно определить дарвинизм), в котором возможно обнаружить, что эволюция не происходит, или идёт без отбора, т. е. лишь изменил мнение.

155В том числе вследствие обоюдной «психологической дуэли», связанной с обнаружением присутствия хищника по его крикам, следам, запаховым или мочевым меткам и пр., см.

<https://wolf-kitses.livejournal.com/307832.html> Для хищника сам факт обнаружения его жертвой не менее травматичен, часто после этого он отказывается от охоты, см.

«Номогенетическое», *op.cit.*

содействующие размножению носителя. В «математической теории естественного отбора» Р.Фишера все признаки могут внести вклад в адаптацию только через дифференциальное размножение и оцениваются по близости к нему, борьба за существование здесь просто метафора.

Отсюда берут начало представления социобиологов и эволюционистов, основанные на отборе генов, а не фенотипов, и итоговой приспособленности (англ. *inclusive fitness*) — чем дальше, тем хуже они соответствуют фактам [Фридман, 2016аb]. В представлениях СТЭ «борцы» могут хорошо себя чувствовать, побеждают они, проигрывают или не «борются» из-за невозможности взаимодействовать¹⁵⁶. В ЭТЭ дарвинова борьба за существование отождествлена с любыми экологическими факторами, в том числе облигатными для развития¹⁵⁷. У особи здесь нет выбора, участвовать в ней или нет, и где именно [Шмальгаузен, 1983]. Тогда назовем случаем Дарвина-Спенсера эволюцию в стабильной низкоразнообразной среде по немногим признакам, порождающую иерархию выделенных направлений (как в СТЭ и ЭТЭ).

Третий отец-основатель дарвинизма Альфред Рассел Уоллес оценку адаптаций дифференциальным размножением считал вредным заблуждением [Wallace, 1858]. Наблюдение здесь также не помогало: в тропических лесах Малайского архипелага или Амазонии разнообразие форм жизни и сред обитания огромно. Виды одновременно присутствуют в нескольких средах, «путешествуют» между ними в связи со сменой погоды, суточных и иных циклов или пережидают в одной среде, будучи активны в другой, поэтому различаются не по одному-двум, но по многим признакам. Для коллектора Уоллеса функция и адаптивная ценность признаков связаны с установлением их комплексов и обстановок: какие сочетания факторов среды с данными комплексами, задействуемыми при жизни в данной среде, специфичны для вида, предпочтительны для него или, наоборот, им избегаются [Wallace, 1858; Уоллес, 1911]. Обстановки складываются здесь и сейчас, когда особь «пришла» в подходящую среду

¹⁵⁶Столь же метафорична «борьба» между устойчивыми и неустойчивыми химическими элементами, фигурирующая в «Биогеохимических очерках» В.И.Вернадского или в современной теории периодической системы Д.И.Менделеева: она «идёт» независимо от их местонахождения: в составе одной горы, породы или разных планет.

С другой стороны, никто не спорит, что приспособленность Фишера может оценить и промоделировать отбор в случае Дарвина-Спенсера, как и во всех других случаях отбора или внеотборной эволюции (от дрейфа генов и эффекта основателя до «сортировки» глав 2.3-2.4). Он — универсальный инструмент оценки эволюции, даже если последняя шла бы не «по Дарвину», а «по Ламарку» или ещё как-то. Поэтому использование приспособленности в давнем споре о «соотношении сил» отбора vs случайности в теории эволюции сродни попытке отличить длину от высоты линейкой. Оценить не значит измерить, моделировать не значит отождествить, но именно это, увы, сделано в СТЭ [Тимофеев-Ресовский и др. 1977, Herton, Freeman, 2014].

¹⁵⁷И.И.Шмальгаузен [1990] даже полемически заострял это против лысенковщины .

обитания, или избегает её покидать. Комплексы реализуются в них или присутствуют везде и всегда, указывая на обстановки, обязательные для существования вида: вне их он не размножается, или оказывается слишком уязвим, или, как водные черепахи, живёт в одной среде, а размножается в другой. Отсюда напрочь исключены патологии: они ослабляют организм в целом, затрудняют всю его жизнь — и использование любых признаков в борьбе за существование, и поиск благоприятствующих тому обстановок в гетерогенной среде, и перемещения от неблагоприятных в другую часть ареала. Изменчивость при патологии и ослаблении организма — не материал для позитивного отбора: даже когда для неё есть обстановки, организмам «не до их поисков»: отбору проще устранить больного, больному — минимизировать контакты, перемещения и действия, т. е. не «подставляться» под отбор [Уоллес, 1878, 1911; Бейтс, 1958].

Чем выше разнообразие среды, тем полифакторнее отбор, но и медленней эволюция из-за баланса признаков в комплексах. Баланс здесь — род отрицательной обратной связи¹⁵⁸, ею одомашненные формы «возвращаются» при одичании к дикому типу¹⁵⁹. Борьба за существование

158Которую первым ввёл в теорию эволюции именно Альфред Рассел Уоллес (а не И.И. Шмальгаузен), не заметив противоречия с собственными выводами о неограниченной дивергенции. Из-за отсутствия этого термина в научном языке тех лет он оперировал сравнением с инерционным регулятором паровой машины Уатта [Wallace, 1858; Уоллес, 1911]. Правда, в эволюционной модели Ивана Ивановича [Шмальгаузен, 1983] отрицательная обратная связь равно работает в онто- и филогенезе. Логичное разрешение противоречия (вне тривиального возврата к случаю Дарвина-Спенсера, за которым Уоллес оставлял лишь искусственный отбор домашних животных и растений) — смена обстановок в контексте экспансии вида, но в текстах Уоллеса мы пока не нашли чего-то подобного.

159Теперь не соглашался Чарльз Дарвин, знавший и реверсию без отбора, вроде зеброидности лошадей или мулов, и одичавших домашних животных без реверсий. Считать же наследственность корпускулярной (в возражение «кошмару Дженкинса») ему помешала частая нейтральность или дезадаптивность таких случаев, а его опыты с Ф. Гальтоном по адаптивным признакам чётких результатов не дали [Циммер, 2020]. Дарвин не раз заявлял, что нейтральные признаки его не интересуют, Грегор Мендель же работал с ними, чего не скрывал. С адаптивными признаками менделисты стали работать лишь на Свалёфской станции [Вавилов, 2012].

Модная ныне версия о случайном незнакомстве Дарвина с работами Менделя неважидна, но ярко отражает общую тенденцию переделывать действительную историю идей в соответствии с модой момента в данной теоретической области. Довлеет стремление тащить «всё хорошее» (в смысле теоретические положения, прошедшие мало-мальскую проверку наблюдением и/или экспериментом) в «одно место» — под «шапку» одной доминирующей теории (наиболее популярной сегодня или лучше всего разработанной), хотя для прогресса каждого научного направления их надо несколько альтернативных: их несовместность и конкуренция обеспечивают рост объективного знания. См. «О плюрализме теоретических конструкций», <http://www.socialcompas.com/2015/12/03/o-mnozhestvennosti-rabochih-gipotez/>. Естественно, что определения «теории-шапки» делаются неприкосновенным прокрустовым ложем для всех теоретических конструкций, кроме её собственных.

— не метафора, в ней задействованы все признаки, вместе с «несущими» их морфоструктурами, в том числе временными, «собирающимися» здесь и сейчас — формами поведения. Однако это задействование происходит не одновременно, через производимое ей общее ослабление организма (наоборот, он всячески избегает любых форм ослабления), а эстафетно, разнообразием среды и балансом признаков. Последнее Уоллес заимствует из Естественного Порядка [Wallace, 1856] у Х.Э.Стрикленда [Strickland, 1846, 1841, 1840], старшего соратника по борьбе с В.Ш.Маклеем [O'Hara, 1991], обсуждаемой ниже.

Однако исследователь мимикрии Г. Бейтс [1956] не видел здесь связи баланса и разнообразия. Наложение карт ареалов видов-имитаторов общей модели на разнообразия: типов местообитаний, самих видов, их типов окрасок (пятна, полосы и т. д.) показало несовпадение. Серпа и Тапажос, где живут имитаторы, так далеки друг от друга, что коллектор Бейтс, обращавший внимание на расселение видов, счёл их появление параллельным. Мимикрия по Бейтсу¹⁶⁰ — локально-обстановочное сходство: местообитание создаёт изобилие вида-модели именно здесь, поэтому хищники избегают хватать всех более или менее на него похожих особей именно здесь, обеспечивая их предпочтительное скрещивание между собой именно здесь, что ведёт ко всё более устойчивой (и комплексной одновременно) имитации из элементов рисунка модели. И наоборот: разнообразие ландшафтов даёт разнообразие моделей, равно плохо имитируемых всеми окрасочными морфами из-за полифакторности отбора (но это не значит плохого выполнения других функций окраски!). Богатство признаков, накапливающихся в разнообразной среде, отнюдь не нейтрально, однако настоящий отбор на имитатора идет монофакторно по

Это можно назвать «принуждение определением»: ему мыслимы две альтернативы. Первая — поиск границ применимости каждой теории. Второй — методологическая установка на отказ от строгих определений наиболее общих понятий рассматриваемой теории (в данном случае эволюционной), использование традиций таких определений, сложившихся в разных дисциплинах, неизбежно частично перекрывающихся, взаимно-дополнительных между собой в режиме их диалога и взаимопроверки, сопоставления как друг с другом, так и с принципом актуализма. Мы надеемся, это позволит сочетать преимущества детальности и глубины современного специализированного исследования с системным междисциплинарным взглядом на проблему, свойственным великим натуралистам прошлого, от Дарвина и Гумбольдта до Вавилова и Вернадского. Или как минимум «вернуть» организм с его предпочтениями и выбором обстановок на надлежащее место в эволюционной теории (сейчас он оттуда исключён) — так же как и время, в ходе которого реализуется выбор, наступают и «запоминаются» (или нет) его последствия в виде изменений организации особей и/или существенных для них переменных среды обитания, формирующие анализируемые эволюционные явления [Раутиан, 1988].

160В этом случае съедобный вид имитирует несъедобный или ядовитый. Сопоставляется с мюллеровской мимикрией, когда несколько несъедобных или ядовитых форм, подражая друг другу, вырабатывают сходную между собой предостерегающую окраску.

выходу из области разнообразия¹⁶¹. Ещё меньше ценил баланс не принявший дарвинизм Жан-Анри Фабр [1963]: в скоротечной схватке осы-парализатора с жертвой нужно использовать все возможности компенсации признаков для успеха здесь и сейчас. Не все особи это одинаково могут, большинство ведёт бой стереотипно. Когда-либо после данная компенсация попросту не нужна, однако потребуется другая для новой задачи (транспорт добычи), и снова здесь осы показывают разнокачественность. Так происходит, пока цикл не завершится запечатыванием норки, и оса вновь не вылетит на охоту.

Это можно назвать «случай Уоллеса-Бейтса»: отбор действует при высоком разнообразии и неравномерном распределении обстановок, конкретные сочетания факторов среды «здесь и сейчас» резко отличны от их усредненных значений («везде и всегда»). В борьбе за существование задействовано «много всего»: и самих признаков, и способов взаимодействий между ними, почему (в пределе) нельзя противопоставить вклад организма и среды в формирование каждой такой обстановки. Всё это, вместе со стадиальностью эволюции (где накопление изменчивости сменяет её позитивный отбор) затрудняет складывание и иерархии признаков, и выделенных направлений приспособления к среде обитания (=давлений отбора). Всякое сходство — продукт последнего, идущего здесь и сейчас, а долговременные изменения (тенденции эволюционирования) — результат стабильности или распространенности обстановок [Уоллес, 1878, 1911]. Уоллес видел проблемы с использованием данного объяснения в эволюции человека (условия жизни и требования к работе мозга шамана первобытного племени и учёного в передовых странах резко различны, но мозги одинаковы), что заставило его искать ответ вне эволюции путём естественного отбора. Не найдя, он вернулся к сверхъестественному творению.

В случае Уоллеса-Бейтса стадиальность эволюции безиерархична: обе стадии независимы, вторая может не наступить или пойти до накопления изменчивости, с её *здесь и сейчас* наличным запасом (другое дело, с какой эффективностью). Напротив, в ЭТЭ обязательна иерархия: обнейтрализация изменчивости признаком-гомеостатом с отрицательной обратной связью [Wallace, 1858; Шмальгаузен, 1983] или без неё,

¹⁶¹Уоллес отметил широкое распространение очагов бейтсовской мимикрии в Зондском архипелаге, чем отвел в парадигмальную «тень» намеченную Бейтсом привязку к ландшафту разных этапов эволюции [Уоллес, 1878]: получалось, что в одних частях ареала вида-модели ему подражают, в других — нет. Это на первый взгляд случайное распределение миметизма в пространстве стало мишенью для критики всей адапционистской интерпретации мимикрии номогенетиками — Л.С.Бергом и А.А.Любичевым. Увы, критики не подумали, что псевдомиметизм (сходство видов, никогда не встречавшихся) вполне согласуется с первым этапом эволюции Бейтса, а второй может наступать, но отнюдь не обязан.

признаком-экраном¹⁶², ведёт везде и всегда к росту нагрузки на признак-нейтрализатор [Суслов, Колчанов, 2009]. В свою очередь, это запускает цепную реакцию перераспределения «давлений» на признаки организма, которое остановит лишь разрывное звено. Поэтому признак-нейтрализатор, предоставленный самому себе, когда-нибудь не справится с данной задачей или «сломается», перестанет нормально функционировать. Тогда следует «взрыв» изменчивости по сценарию мобилизационного резерва или из-за каскадного отказа — в обход разрывных звеньев: при урбанизации «диких» видов птиц и других позвоночных это поведенческие инновации (глава 1.1) и фенотипическая пластичность - рост вариабельности «городских» популяций по разным (у каждого вида своим) морфофизиологическим признакам (главы 4.3, 5.3).

Так выделенные направления эволюции делают её стадильность фатально неизбежной; разве что иерархия признаков заменяется иерархией вероятности стадий. «Запускающие» это характеристики делаются “признаком признаков”, в принципе стирая различия между СТЭ и ЭТЭ. Однако же поиски «признака признаков» сродни шуточному «спору о ракете» у популяризатора космических полётов П.В.Клушанцева¹⁶³: двигателю скажет, что главнейшее в ней — двигатель, химик — топливо, авионщик — системы управления (СУ), технолог — что важна вообще не ракета, а изготовившие её станки, астроном — маршрут. Но любое убери — и ракеты не будет. Двигатель не заменит и даже не скомпенсирует СУ, возможности баланса здесь

162Так утверждается эволюционная роль модификаций, реализующихся в череде поколений: стабилизирующий отбор меняет их наследственную основу, чем дальше, тем больше первоначально возникшие фенотипы заменяются генокопиями. Возможность подобного впервые предложена Дж.Болдуином в 1896 г., а исследована в природе советским зоологом Ефимом Иудовичем Лукиным. См его статью 1936 г. “Про причини замін в процесі органічної еволюції неспадкових змін спадковими з погляду теорії природного добору» (единственная публикация прорывного открытия в биологии на украинском). Данное объяснение всё более популярно на Западе, где называется “эффект Болдуина”, без упоминания работ Лукина, хотя там о них стало известно почти сразу же, из опубликованной в 1947 г. и часто цитируемой до сих пор работы Г.Ф.Гаузе по экспериментальному исследованию естественного отбора (“Problems of evolution”). Георгий Францевич подробно перечислил положения статьи 1936 г., и сам он работал в русле поставленных ею проблем. См. “Ефим Иудович Лукин и “эффект Болдуина”, <https://wolf-kitses.livejournal.com/126329.html>

163См. «По дороге к звёздам», <https://nauka.tass.ru/lyudi-i-veschi/6820991>; «Заботы космического архитектора», <https://epizodsspace.airbase.ru/bibl/shibanov/zaboty/01.html>

ограничены¹⁶⁴: скорее имеет место кювьерианская пропорция вкладов¹⁶⁵ [Курзнев, Матвеев, 2019]. Однако СУ может иметь общие элементы с двигателем (а то и со станками на Земле, и с телескопом астронома, конечно, это разные копии общих элементов). И вообще, создатель советской космонавтики Ф.А. Цандер справедливо считал, что любые элементы ракеты надо уметь при нужде спалить с топливом.

Оптимизация возможна лишь в низкоразнообразной среде или, как в неживом, идёт безотносительно среды по принципу Мопертюи либо иному экстремальному закону (на экстремум любого признака, не на максимум пессимальности среды) [Кораблева, Корольков, 2005; Курзнев, Матвеев, 2019]. Все изменения среды данный объект «встречает» собственной стабильностью или (ранее выработанной) эволюционной стабильностью жизненной стратегии. Среди живого это архаические универсалы А.Львова, чьё усложнение ведёт к большей эффективности использования среды без расширения адаптивной зоны, а то и с её сужением — эквивалентогенез [Еленкин, 1936]. Однако в урбанизации всё это отсутствует: город как тип ландшафта и среда обитания организмов беспрецедентен, а архаические универсалы в нём живут не урбанизуясь [Клаусницер, 1990; Sukopp, Wittig, 1998].

2.10.4. Катастрофа эндемизма

Организм может вести себя по экстремальному закону, но не обязан. Например, если использует признаки время от времени, в определённой обстановке. Таковы критические адаптации Г.Н.Симкина¹⁶⁶ [1988],

164Джон Б.С. Холдейн, спасая подход Р.Фишера, предложил в таких случаях оценивать приспособленность для какого-то временного промежутка. Но как его выбрать? Долговременный эволюционный эксперимент Р.Ленски (о нём см. рассказ *Александра Маркова* «Ранние этапы эволюции предсказуемы, поздние случайны», https://elementy.ru/novosti_nauki/432417/Rannie_etapy_adaptatsii_predskazuemy_pozdnie_sluchayny) только подтвердил результат, полученный путём имитационного моделирования в 1970-х гг.: чем длительней временной интервал, «на финише» которого определяется приспособленность, тем менее предсказуем вклад в неё признаков, появившихся ранее — в том числе и мутаций [Чайковский, 1977]. Это стирает грань между эволюцией путём естественного отбора и на основе случайности.

165Скажем, в конечности адаптация к аллелю это изменение пропорции её дистальных и проксимальных отделов. В пропорции комплекс признаков работает как неантагонистическое целое, в балансе — как антагонистическое.

166По мнению Геннадия Николаевича, всякая видовая адаптация «работает» лишь в особые периоды жизни особей (отдельные моменты определённых стадий годового цикла) и в особых условиях. Вне этого реализуется общий для всего рода комплекс признаков («тип»), представляющий неспециализированное состояние. Адаптации, отмеченные морфологом у разных видов группы, имеют иерархию во времени появления и выстраиваются в определённой исторической последовательности. У одного вида в одних обстановках проявляются адаптации, присущие предковым формам (исходные или архаические по

«работающие» лишь в экстремальной среде (т. е. при резком ухудшении существования, случающемся время от времени, но достаточно редко), или соответствующие им, независимо зафиксированные адаптации Лайэма [Liem, 1980] — виды цихловых рыб со специализированной морфологией челюстей обладают не соответствующей им (универсальной) диетой. Разнообразие корма важно для приспособленности в обычное время, что не исключает специализации к редким видам корма (моллюски), потребляемым в экстремальных ситуациях. Один предел возникающего градиента — задействие признака раз в жизни, как «брачные украшения» и поведение нереста у тихоокеанских лососей: зачем тогда экономить? Другой — эстафетное использование в борьбе за существование множества признаков, делая поправки на обстановки, складывающиеся здесь и сейчас¹⁶⁷. В первом случае экономия не нужна, во втором её характер и степень вынуждены меняться, опережая изменения обстановки и прогнозируя их.

Усталость «принуждает» организм к выбору — продолжать прежнюю деятельность или из всех обстановок искать лишь рефугиум для отдыха, чтобы продолжить действия после восстановления сил. Каков бы он ни был, ресурсы у организма для осуществления решённого ещё есть, усталость развивается задолго до истощения, создавая в любой адаптации момент прогноза. Неживое не устаёт, хотя истощается / изнашивается¹⁶⁸, эволюция легко создаёт неустояющие органы, «деля» их на модули, «запускаемые» в противофазе¹⁶⁹. Однако у живого это стратегия паразитов¹⁷⁰. Нет ни одного неустояющего организма: это верно и для

Симкин), в других — связанные с обособлением данного вида как таковым (ключевые).

167Второе отмечал ещё Людвиг Больцман, сравнивая дарвинизм с собственными представлениями. Правда, он был заложником картезианского понимания закона, считал организм всегда обладающим свободой выбора и перемены условий существования. Однако дизайн знаменитых опытов Г.Х. Шапошникова (пересадка тлей на другое кормовое растение, с высокой смертностью и быстрым формообразованием), Д.К. Беляева с долговременным отбором лис или норок на миролюбивое либо, наоборот, агрессивное поведение, показывает, как организм меняется, будучи лишённым данной возможности.

168 Что верно и для живого, второе начало термодинамики не отменишь...

169См. «Оптимизация стресса и ароморфная эволюция...», *op.cit.*

170Вирусы исключаются из живого, хотя сохраняют общий с ним статус генетических самовоспроизводящихся систем. Свободный вирион асимметричных фагов (типа T4) может «ловить» жертвы по метаболическому следу (англ. *catching*). Экскретируемые бактерией метаболиты изменяют конфигурацию пилей, что влияет на гидродинамику вириона. Тот меньше кувыркается и броуновское движение быстрее подтягивает его по градиенту метаболитов — к жертве. Здесь налицо ограничение выбора: напротив, охотник может отказаться от охоты, обратное следствие чего — охота по прерывному следу, с поправкой на обстановку, вплоть до игры со следом для снижения своей неуверенности [Бадридзе, 2003]. Начавший же «ловлю» вирион может оставить её только случайно. Потому вирус — «эгоистичный репликатор» социобиолога, но не организм, обладающий собственной активностью, более или менее прогнозирующий значимые для него изменения средовых

свободноживущих колониальных форм, вроде гидроидных полипов: даже у растений существует квазисенильное состояние. В общих биотопах летяга *Pteromys volans* выдерживает пресс гораздо лучше летающих хищных птиц, жабы – конкуренцию с рептилиями и амниотами, пока могут в качестве поправки на обстановку использовать когнитивную карту, обновляемую при рутинном патрулировании территории. Ондатры создают сеть кормовых хаток, тюлени – продух во льду: везде есть своего рода «базы операций» и/или станции переживания, наиболее безопасные по последствиям борьбы за существование и используемые для восстановления сил. В пределе, размножение может даже быть отложено до восстановления привычной структуры биотопа, что ложится в основу успешных приспособлений и даже прогресса социальной организации в филуме (дезауируя значение репродуктивного успеха как «признака признаков», см. главу 4.1).

Вспомним различие между полезной и нужной информацией, и окажется вовсе не до шуток Клушанцева. Если для любой информации недостаток полезности можно возместить ростом нужности [Корогодин, Корогодина, 2012], то простейший тренд эволюции «эгоистичных репликаторов» согласно СТЭ — корреляция экспрессии «эгоиста» с таковой полезных генов. Подобный отбор — перманентная потеря полноты информации, хотя её «таре» ничто не мешает расти. Так получается эквивалентогенез [Еленкин, 1936] или его аналог на молекулярном уровне — рост доли генов-регуляторов в геноме по сравнению с исполнительной компонентой, чьи паттерны экспрессии непосредственно создают признаки, рождающий своего рода «молекулярно-генетическую бюрократию» [Суслов, Колчанов, 2009]). В этом и есть катастрофа эндемизма, обсуждаемая во Введении: спасение от неё — экспансия в разнообразные условия среды, пусть даже за счёт некоторой доли приспособленности. Какой именно — зависит от способности организма к прогнозу, наследственной или индивидуальной. Отбор может влиять на первую и на норму реакции второй, если с ростом изменчивости среды меняется его модус: давление в пользу поиска обстановок сменяется давлением в пользу «поправок на обстановку» во всех видах жизнедеятельности (рост контекстуальности, точности разделения времени между разными видами активности), с дальнейшим перерастанием в отбор на способность к прогнозу вообще. «Сортировка» особей по поведенческим потенциям между поселениями в альтернативной среде обитания (глава 2.3-2.4) — одна из стадий такого отбора. Однако, с чего он начинается, случай Уоллеса-Бейтса не отвечает,

характеристик, и получающий свободу выбора за счёт первого и второго. Последнее важнее для живого, чем репликация.

связь между стадиями накопления изменчивости и её позитивного отбора здесь случайна.

2.10.5. Случай Вавилова-Гаузе

Николай Иванович Вавилов [1919] в работах по иммунитету растений отметил уход от инфекции хотя бы части модулей организма растения за счёт ускорения роста и отбора на изменение темпов онтогенеза¹⁷¹ (клеистогамия). Затруднить заражение может даже форма куста. Главное, он ушел от наивной веры во всеилие отбора, присущей эволюционистам от самого Дарвина до Феодосия Добжанского, Эрнста Майра, И.И. Шмальгаузен. Воздействие, оказываемое неспецифическими инфекциями, перекрывает генетическое разнообразие / норму реакции врождённого иммунитета не то что одной популяции (как это рассматривается в СТЭ и ЭТЭ), а нескольких филумов сразу, как минимум рода со всеми филогенетическими ветвями, составленными разными видами и/или популяциями [Вавилов, 1919]. Что выше всех вариантов случаев Уоллеса-Бейтса и Дарвина¹⁷²-Спенсера, включая дестабилизацию в опытах Д.К. Беляева (за рамки рода там вышел лишь узкий комплекс признаков – синдром дестабилизации, причём как раз редких у диких родственников [Трут, 2007; Фомин и др., 2011]). Точно также условия существования в урболандшафте перекрывают норму реакции и изменчивость не одного-двух, но большинства «диких» видов птиц и других позвоночных (главы 1-2).

Исследование естественного отбора Г.Ф. Гаузе [1940] подтвердило бессилие мобилизации изменчивости в такой ситуации. Выручат только редкие мутации, часто перечёркивавшие всю предшествующую эволюцию – полезные в «сборке» с мутациями, «забракованными» прежним отбором (как это оказывалось в опыте Ленски). Подобные случаи рассматривали лишь критики (современного им) дарвинизма от Н.Я. Данилевского до Ю.В. Чайковского. Неслучайно эти работы Г.Ф. Гаузе за рубежом цитируются столь же редко, как Н.И. Вавилова, вопреки много большей востребованности там наследия Георгия Францевича. Вавилов, однако, наметил решение этой проблемы с дарвинистских позиций. Шанс выжить «под прессом» неспецифических инфекций положительно связан с

171У растений это *de facto* заменяет поведение, присущее животным, и отбор по нему [Дарвин, 19416].

172Чарльз Дарвин писал, что для него рамок вида нет. Однако, введя половой отбор (невозможный без распознавания «своих» и «чужих», с оценкой наличного разнообразия фенотипов по приближенности к «своему» образцу), он указал на один из механизмов, обеспечивающих важность принадлежности к виду для самих особей и, следовательно, реальность существования видов и отдельность их друг от друга в природе [Дарвин, 1953; Фридман, 2012].

разнообразием сред и обстановок, которые данный филум успел освоить. Если в одной средовой обстановке вид заражается неспецифическим болезнетворным агентом¹⁷³, а в другой — нет или заражение затруднено, то различие обусловлено разным влиянием средовой обстановки на жизненный цикл, онтогенез и конституцию растения. Или как уоллесова обстановка, где растение и среду обитания не разделить, последняя влияет на жизненный цикл агента, но не на иммунитет растения (в обоих случаях). Врождённый иммунитет — генетический признак с константной или слабо варьирующей нормой реакции [Вавилов, 1919, 1961].

Н.И. Вавилов переоткрыл едва намеченное у Г.Бейтса: изменчивость в центрах разнообразия растёт не нейтрально, хотя и неадаптивно «с точки зрения» приспособления имитатора. Он ввёл данный вывод в теорию как равноважный элемент процесса приспособления, имеющий свой собственный смысл здесь и сейчас (и лишь осмысляемый *a posteriori* в связи со следующей стадией эволюции). Признаки, контролируемые отбором, полезны не глобально везде и всегда, а лишь локально-обстановочно: случай неспецифического агента запределен, признак иммунитета, взятый вне обстановки, везде и всегда бесполезен [Вавилов, 1919, 19356]. Следовательно, чем шире распространен вид / популяция, чем гетерогенней его среда обитания во времени и пространстве (больше контрастных, но пермиссивных обстановок), тем вероятнее выживание хотя бы части особей под «ударом» неспецифичной инфекции, иммунитета к которой нет ни у него, ни у всего включающего его рода¹⁷⁴. Они заселяют опустевшую территорию снова и снова; надёжность восстановления вида после истребления (скажем, родентицидами разных видов грызунов) ещё лучше обеспечат несколько частей прежней популяционной системы, оказавшихся под естественным ослаблением

173В эпидемиологической литературе чаще говорят о возбудителях, но тогда выпадает устойчивость к насекомым-вредителям, кстати, куда более обстановочная. Она была также отреферирована Вавиловым [1919, 19356], в дополнение к его собственным опытам по иммунитету и устойчивости к грибам. Отметим его знакомство с данными А.Фабра по обстановкам у насекомых, хотя если они и повлияли на выводы, то незначительно.

174Вывод Вавилова целиком и полностью подтверждён теорией природного очага инфекции. Эпидемии в норме не бушуют по всему ареалу вида или популяции, а с разной интенсивностью «тлеют» в очагах. Там же складываются условия для перехода возбудителя с одного субфилума на другой. Первая адаптивная реакция в этом случае — не выработка иммунитета, но появление превентивно-защитных (профилактических, карантинных) адаптаций к жизненному циклу возбудителя в своей текущей обстановке. Прежде всего это позволяет сохранить или восстановить главное условие любой эволюции — высокую численность. Пандемия — нарушение такого сценария по любому из пунктов. Что мы имеем на текущий момент для COVID-19, см. «Макроэкология коронавирусной пандемии в антропоцене», <http://www.socialcompas.com/2020/12/12/makroekologiya-koronavirusnoj-pandemii-v-antropotsene/>.

инвазивности (что исключал опыт Гаузе), а особенно — под локально-обстановочно разными ослаблениями¹⁷⁵.

Большинство из подобных вселенцев то и дело уничтожается волнами эпидемий, повторяющимися истреблениями, другими локальными катастрофами [Шилова, 1993; Щипанов, Купцов, 2004; Щипанов, 2007]. Однако процесс многократен и итеративен: в этих условиях, кажущихся экстремальными, филум имеет всё необходимое для успешной эволюции — численность и время существования в каждом из пунктов ареала, страхующие от дилеммы Холдейна, при разных карантинах ещё и разнообразие сред обитания, а также сочетание полезности и нужности информации о них в зоне досягаемости для перемещений индивидов [Корогодин, Корогодина, 2012, Суслов, 2011, 2014, 2016]. Поэтому противоположные давления отбора на эндемизацию vs мобилизацию изменчивости равно губительны с точки зрения жизнеспособности «оцениваемой» формы. Действительно, инфекция снижает численность и всерьёз затрудняет репродукцию выживших, не меньше вредит бесконтрольная экспансия: контакт со всей мощью инфекции погубит всех переселенцев. Обмены между субпопуляциями должны быть редки, но систематичны, как это и видим в природной «сортировке» особей по поведенческим потенциям (главы 2.3-2.4), или в опытах с подразделёнными популяциями *Drosophila melanogaster*, повторяющими островную модель С.Райта. Чем ниже численность группировок на «островах» популяций, тем выше приток генов с «континента» и наоборот. Поэтому средние частоты аллелей в системе постоянны, чего не наблюдается в искусственно поддерживаемых панмиктических популяциях. Т.е. в миграции вовлечены преимущественно особи наиболее распространённого генотипа [Altukhov, Salmenkova, 1994].

Совсем неслучайно локально-обстановочный полуизолят (предгорья, субтропические ландшафты, контакт культур, различающихся ведением с/х) — главное «действующее лицо» в эволюционных представлениях Н.И.Вавилова, в том числе о центрах происхождения культурных растений [Вавилов, 1987]. Всё это контрастирует с представлениями как СТЭ, так и ЭТЭ, рассматривающих противоположные крайности панмиксии vs полной изоляции популяций. Обе они представляют собой идеализации, заменяющие анализ реальной гетерогенности среды обитания вида и

¹⁷⁵Сравни с известным случаем борьбы с кроликами путём миксоматоза в Австралии. Выжили прежде всего поселения, оказавшиеся в обстановках, ослабляющих контакт с переносчиком, что типично и для аборигенных популяций в Европе. Мутации невосприимчивости отмечены только в части из них. Эпидемия ВИЧ вызвана не столько высокой инвазивностью и вирулентностью агента *per se*, сколько локально-обстановочным отбором, созданным его хозяевами в пользу высокой инвазивности и вирулентности.

разного уровня связности популяционных группировок в пределах ареала [Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Шварц, 1980; Шмальгаузен, 1983; Раутиан, 1988; Трапезов, 2007, 2014].

2.10.6. Необходимые определения

У Закона нет исключений, есть отменяющие (а) и уточняющие (б) границы применимости. Если а, то лакуны в ряду мнимы – ошибка наблюдателя, член одного ряда попал в другой, невыводимый из первого. Если б, то и лакуна, и регулярность в ряду равно выводимы из одной причины. Иначе рядов нет, есть эмпирическое правило – закономерность, лакуны в которой надо объяснять внешними причинами или данный «закон» – утверждение непроверенного статуса. Чтобы доказать для ЗГР Н.И.Вавилова статус Закона, надо указать I) хотя бы один тип гомологических рядов (ГР), который в него не входит (рис.12) и II) указать хотя бы один случай, когда и лакуна, и регулярность в ЗГР равно выводимы из одной причины (или иначе: доказать, что а) и б) невозможны).

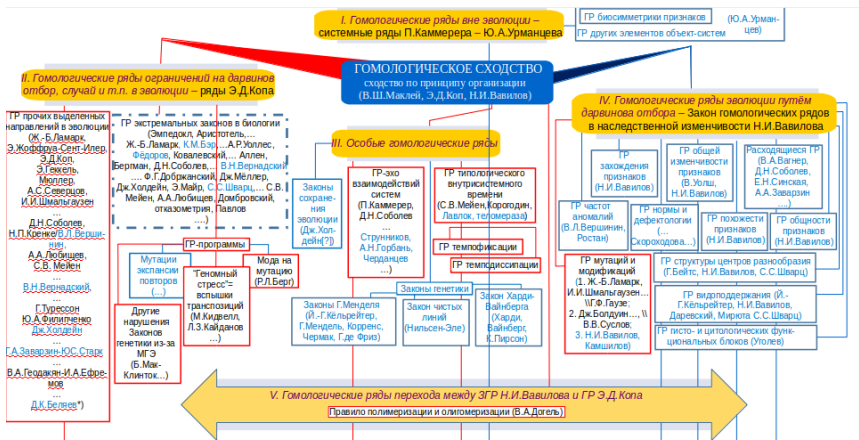


Рисунок 12. Классификация гомологических рядов (ГР) по принципам гомологического сходства

В литературе по ЗГР нет определения ряда. Самым ранним и общим будет определение ибн-Сины [1980]: ряд как группа объектов, связанных общим однозначно интерпретируемым (характерным) признаком и отношением предшествования / следования через изменение и/или

сохранение именно этого признака, а не иного¹⁷⁶. Ряд существует пока есть характерный признак: если указанное отношение разрушает его, вместе с ним затухает и гибнет ряд [ибн-Хальдун, 2007]. Тогда гештальт – группа рядов, у характерных признаков и/или отношений предшествования/следования которых есть друг с другом связи: **α**) единообразные, как у исходной таблицы Д.И.Менделеева, почему весь гештальт представим как единый ряд; **β**) разные, но выводимые из одного закона (текущая система Менделеева, выводимая из уравнения Э. Шрёдингера *ipso facto* из принципа Мопертюи [Кораблева, Корольков, 2005]); **γ**) разные, несводимые друг к другу, за которыми оставим термин коррелятивных ГР [Любищев, 1982], неоправданно расширенный и нечёткий.

Если отношения предшествования / следования есть изменение характерного признака, то симметрия таких отношений между членами дает взаимообоснование членов ряда, будь то попарное сравнение соседних либо сравнение через «третью вещь» [аль-Араби, 2013]. Сильно упрощая мысль аль-Араби, в последнем случае характерный признак сам по себе не присутствует перманентно у членов ряда, подобно чертам экстерьера, но появляется в акте сравнения здесь и сейчас, как признаки поведения, возникающего на время в «должные» моменты взаимодействия (спонтанно или будучи вызвано определёнными стимулами), и дальше сменяемого на другое. Такой ряд может «мерцать», прекращая существование на время [аль-Араби, 2013]. Асимметрия отношений даёт край ряда и его вектор, когда крайний член (комплекс членов) ряда обосновывает следующий (-е)¹⁷⁷ [ибн-Сина, 1980].

Николай Иванович Вавилов всегда иллюстрировал свой Закон неекторизованными и комбинативными ГР, где всякое изменение признака равноважно для ЗГР, см. его публикации разных лет в: [Вавилов, 1987]. Только в трёх наряду с ними даны и векторизованные ГР, как в таблице Менделеева или теориях Бутлерова, Эдварда Дринкера Копы и Пауля Каммерера [Вавилов, 1920; Vavilov, 1922, цит.по: Вавилов, 1987]. Однако в современной Вавилову (Д.Н. Соболев, Ю.А. Филипченко, Н.П. Кренке) и послевавилонской (А.А. Любищев, С.В. Мейен) разработке ЗГР соотношение прямо обратное: до Вавилова обсуждаются лишь векторизованные ГР [Соре, 1904; Вагнер, 2005]. Ясно, что выделенные направления эволюции и векторизованные ГР хорошо согласуются.

¹⁷⁶Сам ибн-Сина — не автор определения, но широко использовал его как в философских текстах (в онтологии и логике), так и в аргументации прикладного характера.

¹⁷⁷Поэтому кладограмма, особенно в интерпретации Вилли Хеннига – тип векторизованного ряда (ибн-Сина использовал это в своей онтологии), а противопоставление ГР и кладограммы [Тимофеев-Ресовский и др. 1977; Любищев, 1982; Шмальгаузен, 1983] неважно.

Если изменение не описывается ни по какому из определений [ибн-Сина, 1980; ибн-Хальдун, 2007; аль-Араби, 2013], но характерный признак присутствует, имеем ГР вне эволюции (**рис.12**). Так в рамках ОТС Ю.А.Урманцева объект остаётся системой безразлично, идёт его эволюция или нет, почему она идёт, какими способами достигнуты изменения. Отсылка Урманцева к ЗГР Вавилова невалидна. Если отношения предшествования / следования есть сохранение характерного признака, то законы генетики – особый тип ГР (**рис.12**): менделирование негомологичных признаков – сходство по принципу их наследственной организации; оно прекращается с изменением таковой случаем или естественным отбором [Голубовский, Чураев, 1997; Инге-Вечтомов и др., 2013]. Если иначе, признаки менделируют независимо от селективных давлений («за» их функцию или «против») [Вавилов, 2012]: за

отсутствием лучшего термина, назовём их особыми ГР¹⁷⁸. Под ЗГР Вавилова не подходят ни ГР вне эволюции, ни особые ГР, поскольку:

а) Николай Иванович подчеркивал: ЗГР создаёт дарвинов отбор, а менделирование – фундамент ЗГР [Вавилов, 1987, 2012], хотя уже появились данные о трансформации (1928 г.);

б) в особые ГР (рис.12) входят, как минимум, уже упомянутая кладограмма (ГР филогении), ГР типологического времени – результат внутрисистемных взаимодействий признаков, оставляющих на них свои «следы» или стирающих их (темпофиксация и темподесиненция по

178У них особый (двойной) характерный признак. Их объединяет принадлежность к одной и той же системе, но лишь когда та работает, в смысле выполняет целенаправленное действие. Так, менделирующие признаки объединяет характер системы наследования, но только в момент передачи по наследству. В остальные моменты они функционируют в составе самых разных систем организма и даже других систем наследования, либо передающих сходство, либо открывающих путь к хаосу, разнообразию без характера, в пределе ничем не ограниченному и, как следствие, неповторяемому (ядерный дуализм и кортикальная наследственность инфузорий, вегетативное, клональное, партеногенетическое разномножение, горизонтальный перенос, мобильные элементы). Менделирование – не только передача признаков по наследству (что можно определить как передачу сходства): одновременно воспроизводится и характер разнообразия, причём устойчиво, но отнюдь не из-за действия гомеостата или экрана. Признаки менделируют лишь здесь и сейчас, но для полной характеристики менделирования надо добавить и *зачем* (цель по: [Корогодин, Корогодина, 2012], результат действия по П.К.Анохину и П.В.Симонову) – для такой передачи по наследству, где есть законы комбинаторики [Вавилов, 2012], а не её закономерности [Инге-Вечтомов и др., 2013].

Закон позволяет не только получить, но и повторить с определенной вероятностью комбинаторное сочетание безотносительно средовых условий, в которых идёт комбинаторика. В момент передачи менделирующий аллель не экспрессируется (хотя это не облигатное свойство всех систем наследственных передач [Инге-Вечтомов и др., 2013]), чем исключается влияние отбора на комбинаторику. Поэтому особые ГР не только лежат вне отбора, но и не формируют защиты от него (рис.12). Влияния отбора реализуются только после экспрессии гена менделирующего признака [Вавилов, 2012]: если иначе, как при партеногенезе, мейотическом драйве и т. д., о менделировании нельзя говорить.

Именно телеологический [Корогодин, Корогодина, 2012], но не обязательно эвтеличный [Любищев, 1982] характер особых ГР (общность только в момент работы и только для данной цели) и требует их отделения от ГР-ОТС (рис.12). Все ОТС могут, например, во множестве самолётов отделить летавшие аппараты от нелетавших (из-за ошибок конструкции, отсутствия топлива, погоды, лётного персонала, наконец, из-за запрета диспетчера). В биологических же публикациях крайне редко делают что-либо подобное, *ipso facto* предпочитая абстрагироваться от признака, общего по основанию «зачем». Даже когда такой признак выявлен, он никак не выделен, а чаще просто не обсуждается, вопреки принадлежности авторов к биологам и дарвинистам, и обсуждению ими работы данной системы «вообще», её результатов и пр. [Заварзин, Старк, 1966; Лекавичюс, 1986; Раутиан, 1988; Поздняков, 2021]. Данное положение дел сохраняется, несмотря на то, что именно признаки, общие по основанию «зачем» – важнейшие для организма (в верности которому все клянутся) и для его способности делать поправку на обстановку здесь и сейчас или отказаться от неё. Ключевое значение в ОТС гораздо чаще придают признаку функционирования (система есть, пока процессы в ней идут не так, как в её окружении) или структуры, как последний понимали Кювье [Cuvier, 1812] и Коп [Cope, 1904].

С.Р.Мейену). ГР Пауля Каммерера [Kammerer, 1919] – то же для взаимодействия систем¹⁷⁹.

Гомологическое сходство открыто Вильямом Шарпом Маклеем¹⁸⁰. Им показано, что линнеев подход нельзя использовать, пока наблюдателю, выделяющему признаки, плохо ясен вклад априоризма своего же мышления [Macleay, 1819-1821; Novick, 2016]. Линней делил признаки на естественнейшие и искусственные: первые неинтересны, так как есть у всех, вторые неинтересны так как редки, их используют вынуждено. Между ними находятся (по представленности) существенный и

Однако признаки, общие по основанию «зачем», тем более важны для темы данной книги, что все признаки поведения именно таковы. Разумеется, мы не спорим с дарвиновым объяснением возникновения телеологии через отбор, но лишь подчеркиваем: появившись таким образом, телеология, как всякая иерархия, формирует свои выделенные направления в эволюции, но лишь когда её цели теряют связь с обстановкой [Suslov, 2016; Суслов, 2016]. Что, в частности, и произошло при эволюционном формировании менделирования, см. Марков А.В. «На пути к разгадке тайны мейоза», https://elementy.ru/genbio/synopsis/170/Evolutsiya_meyoza_odnokletochnykh_i_mnogokletochnykh_eukariot_Aromorfoz_na_kletochnom_urovne. Хотя способ потери подобной связи – путем отбора [Суслов, Колчанов, 2009] или иным [Заварзин, Старк, 1966] – для развиваемой здесь концепции ГР (рис.12) и взглядов на ЗГР (рис.13) неважен.

179 Это как пример псевдотеличных [Любичев, 1982] особых ГР – не имеющих общей цели, но возникающих только из-за работы общей системы и только по итогам этой, а не какой-либо другой её работы (здесь, сейчас и зачем ~ из-за чего; после этого именно вследствие этого). Общий след на совершенно разных, не связанных друг с другом филумах оставляет катастрофа («бутылочное горлышко» в генофонде популяции, изменение представленности субфилума в биоте вплоть до вымирания), как и на неживых структурах стратисферы планеты. Именно так связывают прошлые абиогенные (медленные) катастрофы и их следы в биоте: последние могут пережить свою причину [Kammerer, 1919], отсюда ГР-эхо на рис.12.

Пауль Каммерер первым связал с ГР те особые моменты функционирования системы (её работы, как мы здесь говорим), которые накладывают отпечаток на её компоненты, но не связал это с понятием результата работы (по П.К. Анохину и П.В. Симонову), чем обесценил всю свою концепцию ГР [Kammerer, 1919]. Всякое определение по генезису, например, адаптивные признаки согласно СТЭ, геологические тела, например, грейзены [Денисенко и др., 1970], даже самолёты АНТ и Ту, – всё это оказывается рядом Каммерера. Но и в других представлениях о системе та может существовать либо «вообще» (так существуют самолёты вообще, даже те, что пока ещё проектируются), либо только работая, как в песне «только в полёте живут самолёты» [Тюхтин, Урманцев, 1988; Заварзин, 2004]. Между тем для ибн-Сины, философа и врача, ясны если не оба аспекта существования систем, то разница между ними. Она вообще более-менее ясна для любого догалилеевского ученого, начиная с Аристотеля [Койре, 1985]. Имманентное для него понятие результата [Суслов, 2016] потребовалось эксплицировать лишь после появления галилеевой физики, где оно и не нужно (предельный пример – относительность Галилея [Койре, 1956]).

После появления дарвинизма это понятие пришлось ещё и разделить на итог [Любичев, 1982], который лишь может оказаться приспособительным [Корогодин, Корогодина, 2012], и собственно результат, который таким стать должен [Суслов, 2016]. Иначе от него «откажется» организм, или популяция при появлении организмов (главы 2.3-2.4), в том числе ещё до его достижения – на стадии оценки вероятности или достижимости данного результата (=вероятности его получить в ходе работы, то есть целенаправленно тратя на это ресурсы и энергию, и/или тратя их на поиск и комбинирование всё менее и менее нужной информации [по: Корогодин, Корогодина, 2012]).

естественный признаки. Первый логически отделяет данный таксон от других, второй сближает с ними: так выявляется Естественный Порядок [Линней, 1989]. Всегда сложно верить в «счастливую догадку» наблюдателя: что он верно выявил признаки (отделил действительно существующие от кажимостей), охватил все, не упустив ничего важного и т. д. Вера в такие догадки лежит в основе панадаптации (парадигма Панглосса), присущего, скажем, социобиологии. В последние 50 лет проблема в целом активно обсуждалась в связи с её критикой¹⁸¹.

Этот априоризм наблюдателя минимизируется двойным сравнением: признака с признаком и комплекса признаков с комплексом, что даёт сходства аналогичное и аффинное. Однако прежде надо выявить максимум изменчивости признаков и комплексов¹⁸², изучив возможно больше образцов. Оба сходства равноважны, аффинное сближает все субтаксоны

Соответственно, все теории, сводящие биологию к физике, прямо или завуалировано жертвуют, прежде всего, понятием результата (реже также итога), вводя «признак признаков» приспособленности как ничем не ограниченную замену, универсальную везде и всегда. Это нормально и даже необходимо [Койре, 1985] на том уровне абстракции описания, что достигнут физикой, СТЭ, ЭТЭ, биогеоценологией (принцип *хаэссейтас* Г.А.Заварзина, см. [Лазарев, 2013]) и производной от двух последних моделью филогенеза, см. «Что не так с «биоценологической регуляцией...?», *op.cit.*

Увы, то же самое делают и теории, декларирующие отход от физикализма, например, при объяснении адаптации в ОТС Ю.А.Урманцева [1988] или, наоборот, в попытке игнорировать адаптацию при объяснении симметрии (им же). Адаптивный признак вполне способен не только парировать действия факторов среды («приноравливаться к ним» по Урманцеву – а), но и оставаться при этом неизменным вопреки (как устойчивости гомеостаза или экрана в ЭТЭ) – б, в) или благодаря (г) этим факторам, а то и вообще превентивно меняя вероятность встречи с ними. Последнее осуществляется напрямую (как превентивнозащитная адаптация – ПЗА [Suslov, 2013] – α), локально-обстановочно: через ПЗА – β) [Суслов, 2016], посредством «сортировки» – γ) или абсолютно – δ) – извращая другие адаптации [Суслов, 2016], или способствуя псевдогенизации их генов из-за хронического недоиспользования [Suslov, 2013] или неадекватного использования на фоне эндемизации. Буквы разных алфавитов здесь показывают несовместимые итоги.

Больше того, адаптивный признак может всё это делать, существуя как морфоструктура (а) или «собираясь» только в момент работы (а́): иной уровень абстракции задаёт и иную несовместимость (показанную общим знаком над буквами и не меняющую ранее указанных несовместимостей итогов). Обе парадигмы, физикалистские и нефизикалистские теории, демонстрируют здесь общую ошибку: замахиваются на несвойственный им уровень абстракции [Койре, 1985]. Поэтому старый спор, кто из них «больше физикалист» и «меньше органицист» (примеры см. [Поздняков, 2021]) одинаково бьют мимо цели: на достигнутых ими уровнях абстракции всё равно нет организма, как чёрной кошки в тёмной комнате. Правда, обе стороны его ищут, но под фонарём, где светло, а не там, где теряли...

180https://en.wikipedia.org/wiki/William_Sharp_Macleay

181См. «Пазухи свода собора святого Марка и парадигма Панглосса: критика адапционистской программы», <http://www.socialcompas.com/2015/08/12/pazuhi-svoda-sobora-svyatogo-marka-i-paradigma-panglossa-kritika-adaptatsionistskoj-programmy/>

182Переоткрыта в XX в как норма реакции [Woltereck, 1928]

одного таксона, аналогичное – отдельные субтаксоны разных таксонов через таксон-оскулянт промежуточного строения. У неизвестного оскулянта его можно предсказать по строению таких соседей [Macleay, 1819-1821, 1830] – это предсказание по ГР, точно как у Н.И. Вавилова.

У субтаксонов общего таксона Маклей делил комплексы признаков на нормальные и аберрантные – с сильным развитием одного признака на фоне уменьшения/упрощения других. Сравнив нормальные субтаксоны с нормальными и аберрантные с аберрантными, но из разных таксонов, Маклей открыл третье сходство – гомологическое: по принципам организации признаков. Однако он не ввёл для него термина: точнее, он сравнивал их лишь по двум принципам организации: 1) разность степени развития признаков в комплексе и 2) простота комплекса [Macleay, 1819-1821, 1825].

Такое сравнение возможно даже для непохожих комплексов признаков. Больше того, подобное сходство принципиально безиерархично: Маклей не заметил¹⁸³, что с комплексами признаков можно сравнивать и отдельные признаки, разбив их на части. Последнее станет отличительным приёмом Вавилова: скажем, он строит ГР не по цветкам, но по отдельным их признакам, чтобы не нарушать безиерархичность ГР наложением иерархии признаков цветка, обусловленной его планом строения. Сегодня мы знаем: её определяет консервативная генная сеть-автомат, она ограничивает изменение формы цветка [Суслов, Колчанов, 2009, рис.4], что не мешает отбору работать с отдельными признаками последнего. Поэтому корреляции, заданные генной сетью-автоматом, могут быть как сильнее, так и слабее корреляций между признаками цветка и его опылителей (агентов влияний отбора).

Признак для Вавилова – единица наследования, комплекс – генетические корреляции между признаками, способ выявления того и другого – проверка на менделирование и/или вывод в чистую линию по Г. Нильсену-Эле, что не минимизирует, а исключает априоризм наблюдателя. Способ сугубо экспериментален и равно применим к похожим и непохожим признакам [Вавилов, 1987, 2012]. В подходе Вавилова нет иерархии: ни по картезианской близости к основам¹⁸⁴, ни как деления на признак и его состояние (либо закон перехода между признаками), ни по характеру связи между признаками (баланс вкладов, их пропорция, гомеостаз, экран и т.п.). Впрочем, всё это можно оформить в ЗГР отдельными рядами: наследуемое изменение признака суть признак.

¹⁸³пожалуй, и не мог заметить: это подорвало бы его борьбу с линнеевским априоризмом.

¹⁸⁴типа «один ген – один транскрипт – один белок» [Netton, Freeman, 2014]: чему здесь принадлежит признак «доминантность»? Споры, о чём говорит ЗГР: о фенотипе или генотипе? [Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Махров, Болотов, 2019] отражают непонимание позиции Вавилова.

При всём этом элементаристский подход Вавилова не атомистичен – в ЗГР нет ничего подобного Закону кратных отношений Дальтона и гомологической разницы Ш.Жерара: *a priori* отбору равным образом не запрещено комбинировать признаки (атомизм), сливать или дробить их (экстремально, как в неживом, неэкстремально, что характерно для живого). В отличие от двух принципов гомологического сходства у Маклея, двух у Э.Д. Копы [Cope, 1904], трёх у Ю.А.Филипченко, 4 у С.В.Мейена [запрет, переход рефрена, экстремальный закон рефрена, типологическое время], у Вавилова это число *a priori* никак не ограничено. Только в статьях Вавилова 1920-30-х гг. из издания 1987 г. В.В.Суслов нашёл их 14, и самостоятельно выявил ещё 3 [Suslov, 2013; Суслов и др., 2019, Gol'din, 2014; Boessenecker, Fordyce, 2015], а также по одному в работах Г.А.Заварзина [Заварзин, Старк, 1966] и Ю.А.Урманцева [1988]. И явно в литературе есть ещё случаи гомологичностей, описанные, но не распознанные как таковые.

Сходство по принципу вытеснено из парадигмального актива биологии. Маклей, получив аффинный цикл из 5 субтаксонов (сам на насекомых [Macleay, 1819-1821] и на данных миколога Е.М.Fries [Macleay, 1825]), отставив этот квинарный цикл уже как часть Естественного Порядка: никакой мистики чисел [Novick, 2016], Закон есть проявление общего в разном (чем более разном, тем он фундаментальнее, что идёт от Декарта), уточняющие и отменяющие границы предстояло открыть. Однако вместо маклеевого предсказания по рядам квинаристы¹⁸⁵ стали предсказывать строение по гештальту – общему характеру системы классификации, для чего хватало двух маклеевых сходств [Swainson 1835, 1834]. Когда же Стрикленд [Strickland, 1846, 1841, 1840] опроверг квинаризм, никто не вспомнил, что гомологическое сходство у Маклея не имеет к нему отношения. Аффинное сходство стало гомологией – сходством логического тождества признаков [Owen, 1843; Strickland, 1846], подкрепленным в дарвинизме общим филогенетическим сигналом [Тимофеев-Ресовский и др. 1977; Herron, Freeman, 2014].

Аналогия же в теориях Естественного Порядка и/или эволюции стала указывать на общность функции – как элемент порядка [Owen, 1843], иерархии самих порядков [Strickland, 1846] или общий вектор отбора [Тимофеев-Ресовский и др. 1977; Herron, Freeman, 2014]. Надо ли говорить, что между гомологией и аналогией сами собой возникли отношения иерархии-гештальта? Логическое тождество есть указание на закон по Декарту (i); филогенетический сигнал – на выделенное направление, которое отбор либо поддерживает, либо ничего не может с ним сделать (ii). И то, и другое ограничивает разнообразие аналогий (iii).

¹⁸⁵Сторонники квинарной системы классификации; наиболее известна пятеричная система птиц Свенсона, https://en.wikipedia.org/wiki/Quinarian_system

Ю.А.Филипченко, объясняя ЗГР в основном из данных Э.Баура [1913] (тот работал с моногенными признаками, мало интересуясь их комплексами – априоризм точно по Маклею!), свёл всё в синтез. Полное сходство признаков даёт гомология генов (*ii*). Слабее экотипическое сходство – ответ филумов на отбор общим фактором среды (*iii*). Самое слабое, морфологическое (*i*), сходство задано сходством путей и процессов онто- и морфогенеза [Филипченко, 1929]. Всё вышесказанное в равной мере разделяют ЭТЭ [Раутиан, 1988] и СТЭ [Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Махров, Болотов 2019], разве что меняя приоритеты *i*, *ii*, *iii* и отмечая, что сходство (*i*) (это в равной мере признак-гомеостат или -экран) некогда также создал отбор. Гомологичности здесь места нет.

2.10.7. ЗГР и последний баланс Естественного Порядка

Н.И. Вавилов не раз подчеркивал, что ЗГР – лишь часть нового синтеза дарвинизма и генетики: кроме ЗГР, сюда входят вид как система и вавиловские центры происхождения (ВЦ)¹⁸⁶. Хронологически он второй в мире¹⁸⁷, но содержательно абсолютный пионер. Таким его делала

¹⁸⁶Николай Иванович часто менял терминологию. Говоря о ВЦ, мы опираемся на его последнюю работу по теме [Вавилов, 1940]: там в центре выделены очаги разнообразия генов при общности фенотипа, очаги разнообразия фенотипов и вторичные очаги, где тенденция отбора не совпадает с первыми двумя. Попав в ВЦ, филум формирует филум-специфическое разнообразие, структурированное в ГР. Общий предок филума при этом может возникнуть в ВЦ, продолжать персистировать возле ВЦ ([Вавилов, 1924]; по современным данным это самый частый вариант [Гончаров, 2007, Махров, Болотов, 2019]), либо вовсе отсутствовать, как при отдалённой гибридизации в вавиловском виде как системе [Вавилов, 1931].

¹⁸⁷Первый синтез получен зоопсихологом В.А.Вагнером [2005] “поневоле” - и прочно забыт до сего дня. Он ставил цель создать дарвинову теорию эволюции поведенческих и фабрических признаков: убежищ и иных построек, созданных организованной деятельностью животных - нор, гнёзд, включая и носильные, типа выводковых коконов пауков, троп и т.д. элементов сигнального поля (см. Введение), вплоть до сложной организации территории у осьминогов и каракатиц [Годфри-Смит, 2020], а также млекопитающих — или общественных насекомых. Он принял презумпцией, что поведенческие и фабрические признаки наследуются и эволюционируют так же как морфофизиологические, и волей-неволей стал пионером в исследовании инстинктов, задолго до К. Лоренца [Фридман, 2013, табл.3] и даже В.Л. Дурова [1924]. Инженерные конструкции фабрических признаков наглядно демонстрировали наследственные элементы, поэтому, не будучи сам генетиком, Вагнер работал в парадигме дискретных наследственных признаков, чему способствовало знакомство с Ю.А. Филипченко. За отсутствием элементов генетики популяций Вагнера был ближе к ЭТЭ (представляющей собой, таким образом, четвёртый синтез), чем к СТЭ (третий синтез: ряд его положений вроде «эгоистичного гена» Вагнер провидчески критикует). Синтез Вагнера выпал из парадигмального актива ещё при его жизни, что сегодня мы видим и с синтезом Вавилова: увы, в современной теории эволюции его ЗГР подменен ГР Копа (рис.12-13).

последовательно дарвинианская позиция: в вавиловских работах безгранично царствует отбор, внеотборные, неадаптационные или самодовлеющие над отбором факторы эволюции (вроде случайности, дрейфа генов, запрета или иного ограничения на отбор), допускаются, но не включаются в теорию, что очерчивает границы её применимости. Этим вавиловский синтез уникален до сих пор [Суслов и др., 2019; Брагин и др., 20196]. Это, увы, игнорируется всеми претендентами на разработку вавиловского наследия; здесь мы исправляем оплошность.

Отсюда, кстати, настойчивость Николая Ивановича в утверждении, что цитогенетика лишь метод и учиться у неё нечему, хотя её значение Вавилов высоко ценил и всячески эту дисциплину поддерживал¹⁸⁸. Моргановы генетические карты он в ЗГР не включал и вообще уделял им мало внимания, чем навлекал на себя оппозицию генетиков-современников. Вавилов подчёркивал, что адаптивные признаки чаще лежат в разных группах сцепления, чем в одной; частоты кроссинговера изменяются сменой обстановки, пусть незначительно. Следовательно, естественному отбору путь открыт [Вавилов, 1987, 2012]¹⁸⁹. Наконец, он критиковал собственное увлечение порядком в ранних работах по ЗГР [Вавилов, 1936]. Если вспомнить дарвинианскую позицию Вавилова, то это логично: каждый порядок в меру своей стабильности эволюцию ограничивает, создавая выделенные направления. Тогда прочие синтезы (кроме самого Ч. Дарвина, А. Уоллеса и Г. Бейтса с их не метафоричной борьбой за существование) логично назвать дарвинистскими (включая номогенез Л.С. Берга, где отбор ничего не создаёт, но элиминирует неадаптивные результаты закономерной – выделенной – эволюции). Они

188См. переписку Н.И.Вавилова и Г.Д.Карпеченко, <http://vir.nw.ru/history/v-k-letters.htm>

189Их несходство даже у близких видов [Добржанский, 1925] или видов-двойников [Dobzhansky, 1937] говорили скорее за случайную, чем адаптивную эволюцию. Эффект положения с его несомненно адаптивным значением открыт А.А.Прокофьевой-Бельговской уже после ареста Вавилова. По современным данным перестройки кариотипа и дипло-гаплофазный цикл представляют собой либо плату за отбор на рост численности при репарации последствий экстремально высоких доз мутагена у филумов с пониженной эффективной численностью [Корогодина и др., 2010], либо связаны с активностью мобильных генетических элементов (МГЭ). Последние отбор разными способами (гены контроля, гибридный дисгенез и пр.) держит под относительным контролем в популяциях филуманосителя, в пользу чего говорит и адаптивный сигнал к филумпредпочтительному биотопу в перестройках [Кикнадзе, 2008]. С другой стороны, критический пересмотр теории хромосомного видообразования в постгеномную эру (см. П.М.Бородин «Мифы и рифы хромосомного видообразования», <https://wolf-kitses.livejournal.com/60654.html>) с открытием таких «чудес», как взрывы кариоперестроек у грызунов [Баклушинская, 2016] и псовых [Graphodatsky et al., 2011], GRC-хромосомы воробьиных (см. история «певчей» хромосомы, https://elementy.ru/nauchno-populyarnaya_biblioteka/434842/Istoriya_pevchey_khromosomy), геномной копии в одной хромосоме кариотипа (другая копия распределена по остальным хромосомам того же кариотипа) [Zadesenets et al., 2017] вновь укрепили взгляды на кариотип как функциональную «тару» генома, лишь иногда выступающую как адаптивный признак.

придают равное значение отбору и внеотборно-неадаптивным (далее – внеотборным) факторам эволюции: в выделенных направлениях это просто разные стороны одного явления, есть одно, значит, есть и другое. «Сортировка» по поведенческим потенциям, описанная в главах 2.3-2.4 книги, перебрасывает мост между дарвинианской (Ч. Дарвин, А. Уоллес, Г. Бейтс, Н.И. Вавилов, Е.Н. Синская) и дарвинистской позициями: она явно адаптивна, но это не отбор, а борьба за существование в рафинированно чистом виде. Во всех дарвинистских синтезах она лишь метафора, а в дарвинианских – неотъемлемая часть естественного отбора.

Напротив, доместикационная модель Д.К.Беляева [1983] типично дарвинистская: один порядок (застабилизированная изменчивость) сменяет другой (синдром доместикации), где адаптивен лишь один признак – толерантность к человеку, переходящая в дружелюбие. Прочие признаки синдрома с ним лишь скоррелированы, отбираемые выживают не благодаря, а вопреки им так же как и в других дарвинистских случаях смены порядка (эффект попутного транспорта, эффект Мукаи). Что хорошо согласуется с тем, что оба синдрома, выявленных в доместикационных опытах – гиперстабилизации при отборе на агрессивность [Трапезов, 2007] и дестабилизации при отборе на дружелюбие [Осадчук, Трут, 2017] равно снижают приспособленность, непосредственно ведя к повреждениям репродуктивной системы [Chadaeva et al., 2021]. Напротив, при урбанизации репродукция не меняется или (чаще) усиливается, образуя один из выигрышей освоения городов (глава 2.2.). Падения репродуктивности — как и синдрома доместикации — не отмечено и у самого человека (ни пегих, ни вислоухих: он в этом плане типичный гоминид, см. главу 3.2). Случаи адаптивной разработки признаков из синдрома доместикации несомненно имеют место (экстерьеры пушных зверей [Трапезов, 2007] и голубей, признаки экстерьера как замена клейма у собак и КРС, вплоть до коротконогих овец и норных собак [Дарвин, 1941a]). Ссылки на противоположные случаи там, однако, редки, что не замедлили указать самые скрупулёзные критики дарвинизма, вроде Н.Я. Данилевского¹⁹⁰.

190Если дестабилизация угрожала хозяйственно-важным признакам, отбор шёл против одомашнивания с заменой его приручением полудиких животных и даже их подкормкой без приручения, что ликвидировало и дестабилизацию. Так произошло с твердостью копыт у лошадей [Коваль, 2009], качеством шерсти у горных лошадей Страны басков или альпак инков, всеядностью и низкозатратностью содержания свиней или кур, шла ферализация двух последних. Куры в Дагестане и свиньи в Сванетии ещё в 1920-е (1960-е) гг. жили в лесу, находя там основное пропитание и удерживаясь у жилья лишь подкормкой вместе с изолированностью ущелий. Для употребления их в пищу хозяевам следовало на них охотиться, как на обитающих там же фазанов [Серебровский, 1927].

Здесь животных логичней назвать «окультуренными» (термин Н.И. Вавилова [1929a], предложенный для растений). Собственно доместикация могла завершать окультуривание или идти побочно [Беляев, 1983, Трапезов, 2007; Брагин и др., 2019аб]. Все

Больше того, все случаи дестабилизации в природе говорят о её крайне низком адаптивном потенциале, в том числе «делающая так» популяция уязвима для дилеммы Холдейна. Таковы онкогенез (адаптивно использованный только в плаценте), дестабилизация гнёзд [Вагнер, 2005], спонтанная дестабилизация при мутациях в онтогенах *D.melanogaster* [Чадов, 2007], или более чем полувекковой мониторинг частот аномалий у разных амфибий [Вершинин, 2017, 2018]. Аномалии здесь эндемизируют носителей в более простой и инертной среде, прежде всего водной, предковой для группы. Аномалии, адаптивные в жизни на суше, отмечены только у жаб [Вершинин В.Л., личное сообщение], и так приспособленных к данной среде обитания [Огурцов, 2008, van Bocxlaer, 2010], причём это малая доля всех найденных аномалий.

ЗГР Вавилова отличает одна необъяснённая черта. Определяя Закон, автор ограничил его применение родом, и сразу «нарушил границу», говоря о захождении признаков¹⁹¹ и ГР у отдаленных филумов и надродовых таксонов [Вавилов, 1920, 1935a]. Формирование ГР в окрестностях рода Вавилов объяснял отбором внутри ВЦ с разнообразием контрастных физико-географических факторов среды, приуроченным к орогенным ландшафтам (рис.13). Не останавливаясь на характере селективных процессов, дающих ГР, он лишь отметил: пересеченная местность ВЦ фрагментирует предковую популяцию на небольшие субпопуляции-полуизоляты. Случайные обмены между ними редки, но повторяются регулярно из-за небольших расстояний между станциями с контрастными условиями существования. Проницаемость границ между ними также часто меняется из-за динамики орогенных ландшафтов¹⁹². В

эти случаи представлены у собак, характер содержания которых варьировал между этносами и даже между сезонами у одного этноса [Гийо, 2019]. Доместикация могла и отсутствовать: один из путей окультуривания по Вавилову – жизнь в ландшафтах, радикально преобразованных воздействием человека и приближенных к его жилищу. До начала агломерирования это были в основном свалки, пустыри, сады, огороды, зелёные изгороди, непосредственно вкрапленные между жилищами людей. С прогрессом урбанизации «в той же позиции» оказываются и природные территории, «захваченные» вовнутрь растущего города, интенсивно используемые для рекреации и других целей. Стимулированная этим урбанизация «диких» видов птиц, млекопитающих, других позвоночных фактически своего рода «окультуривание».

191Захождение признаков – несовпадение уровней дивергенции филумов и их признаков: первая быстра, но вопреки этому заходящие признаки сохраняют общность как фенотипа [их представителей], так и своих закономерностей вариации [Вавилов, 1929б, 1962]. Для сравнения, дарвинова конвергенция затрагивает лишь фенотип.

192Что в равнинных ландшафтах достаточно часто запускает изменения самих станций вплоть до исчезновения, «смазывает» их мозаику и делает неустойчивой (в пределе - континуальной), превращая в экотон всё соответствующее пространство. Это подробно изучено для ландшафтов дельт и пустынь, особенно В.С. Залетаевым [1997].

В орогенных ландшафтах, наоборот, изменчивая проницаемость границ сочетается с устойчивой мозаикой станций. На макроуровне открытия и закрытия перевалов мало меняют

этих условиях наличная изменчивость предковой популяции имеет наилучший шанс проявиться и быть адаптивно закрепленной отбором в каком-то из полуизолятов: обмены между ними одновременно «тестируют» эту изменчивость в других стациях или в другом генетическом окружении [Вавилов, 1924, 1929аб, 1931, 1940].

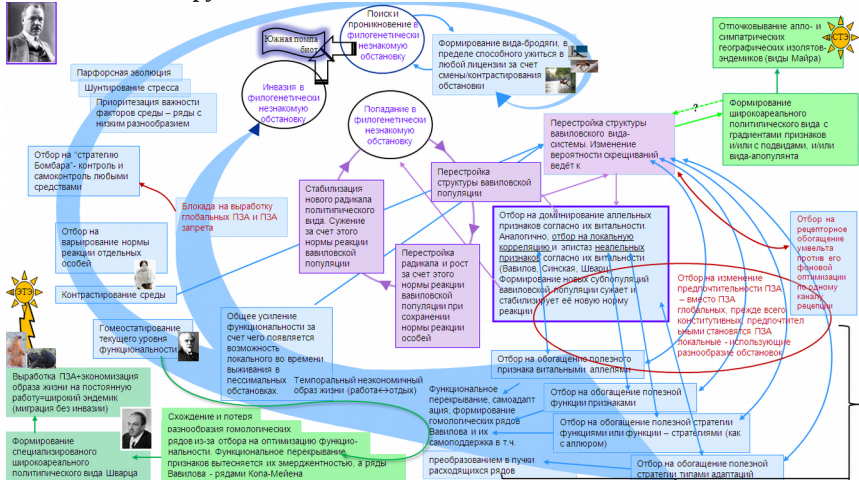


Рисунок 13. Схема теоретического синтеза на базе Закона гомологических рядов Н.И.Вавилова. Фиолетовый фон и стрелки – по его работам. Фиолетовая прямая рамка – по [Шварц, 1980, Синская, 1948]. Зеленый фон и стрелки – по [Шварц, 1980]. Светло-зеленый фон – по [Майр, 1974; Фридман, Ерёмкин, 2009, глава II.1-II.3, главы 2.3-2.4 этой книги]. Синий фон – по данной главе. Красное – по [Suslov, 2013; Суслов, 2016; эта книга]. «Южная помпа» по В.В. Жерихину и С.Р. Мейену. ПЗА – превентивнозащитные адаптации. Солнце – смена парадигм с ЗГР-синтеза на ЭТЭ и СТЭ, фигурные скобки – парадигмальная граница ЗГР-синтеза с теориями филогенеза.

обстановки в межгорных депрессиях, на микро- – всякий обвал или оползень обычно сильнее меняет границы стаций в пространстве, чем условия обитания там. Вавилов создал теорию эволюции для ландшафта с нестойкими границами и стойкой мозаикой стаций, типичного для всех областей складчатости, будь то горы на суше [Вавилов, 1940] или архипелаги в море [Уоллес, 1878, 1911] (даже акватория архипелагов — киты, начав эволюцию в реках, море осваивали в поясе складчатости – между Азией и дрейфующей к ней Индией, что дало в восточном Тетисе длинные, вроде Зондских, острова [Uhen, 2010], на эту территорию у Вавилова заходят три центра, а киты эволюционировали в море вместе с экспансией по градиенту литораль → пелагиаль [Boessenecker, Fordyce, 2015, Gol'din, 2014, Uhen, 2010]). Зато когда Э. Хатчинсон обосновал концепт многомерной экологической ниши, его никто уже не связал с подходом Вавилова. Чтобы обобщить теорию Николая Ивановича на другие виды (кроме культурных растений) и/или другие ландшафты (прежде всего континентов) надо искать гомологические сходства у самих ландшафтов, биотопов и обстановок. На данный момент эти исследования только начаты [Маргалев, 1992; Фридман и др., 2016; Суслов и др., 2019], в том числе в данной книге.

В этих условиях каждый полуизолят приспосабливается к своей стаии, но череда обменов позволяет получить во всех них множественный аллелизм и сложные доминантно-рецессивные отношения. Н.И. Вавилов [1935a] это обозначал как единство происхождения и эволюции в родстве. Обратите внимание: это определение мало что говорит с точки зрения важных для современной теории эволюции *i, ii, iii*, в том числе потому что в вавиловской гомологичности нельзя противопоставить гомологию аналогии. В рамках этой модели возникает и вид как система (ВС), как только мы к обстановке стаии «добавим» обстановку, созданную взаимодействием с половыми и шире, социальными партнёрами (скажем, при включении в группировки и распределении территорий). ВС выступает популяционным регулятором комбинаторики подобных обменов, в дополнение к уже описанным биоценотическим.

ВС Вавилова – локалистский вид, существующий в единстве со своим ареалом, к которому он адаптирован. Как и в динамическом виде ученицы Вавилова Е.Н. Синской [1948], в нём нельзя противопоставить интернальные изолирующие механизмы экстернальным, ибо первые реализуются не везде и всегда, а при наличии вторых, здесь и сейчас [Вавилов, 1931]¹⁹³. Характерно, что ЭТЭ, базирующаяся на замене модификаций генокопиями в становлении наследственных признаков [Шмальгаузен, 1983], прошла мимо возможного переноса этой идеи из происхождения адаптаций в происхождение таксономических форм, т.е. адаптивного генокопирования ВС в биологический («майров») вид [Фридман, 2012]. Если отбор тестирует рецессивные аллели лишь в рецессивной гомозиготе [Тимофеев-Ресовский и др. 1977; Левонтин, 1978], то чем полезней аллель, тем выгоднее популяции его доминантность. Череда обменов выявляет 1) аллели, полезные во многих стаиях и обстановках (витальные), и 2) их противоположность – узкоспециализированные аллели (выгодные по Дарвину-Спенсеру или лишь резидентам одной стаии). Отбор на доминантность полезен обоим¹⁹⁴: а) они проявятся также в фенотипах резидентов тех полуизолятов, куда заносят обмены, б) они сохранятся и проявятся там же вопреки данным обменам. Благодаря этому отбор на доминантность аллелей превращается в отбор на адаптивность разных гетерозигот, т.е. на

193Из примеров ВС лучший — «букеты видов» цихлид (англ. *species flocks*), где нарушение обстановки (замутнение воды) – нарушило умелъть, а с ним и чёткость репродуктивной изоляции. См. обзор работ по комбинаторному видообразованию в этой и других группах [Marques et al., 2019]. У птиц смешанные пары часто формируются при инвазиях, сдвиге сроков прибытия на места гнездования, или резком снижении численности одной из форм (обычно на краю ареала или при антропогенных изменениях среды обитания). Да и сами выселенцы часто оказываются в исторически нетипичных ландшафтах [Фридман, 2012].

194Отбор на доминантность осуществлён в опытах М.М. Камшилова уже после ареста Вавилова.

множественный аллелизм при одном фенотипе (а это ГР), или сложные доминантно-рецессивные отношения при разных, что отмечено Вавиловым в ЗГР [Вавилов, 1931, 1935а] и присуще ВЦ [Вавилов, 1940]).

Простейший способ отбора в пользу фенотипа гетерозигот — запрет комбинаторики, превращающий гетеризоготу в супераллель, менделирующий как целое: но этого не наблюдается¹⁹⁵. Отбор на ассортативность скрещиваний, меняющий частоту гетерозигот [Левонтин, 1978] возможен в ВС — так самоподдерживаются немайровы виды. Самый интересный случай здесь — отбор на дарвинову конвергенцию к адаптивному фенотипу гетерозиготы каких-либо гомозигот, неаллельных или аллельных ей (скажем, при неполном доминировании в этой гетерозиготе). Это уже ГР: вообще, любое подобное структурирование изменчивости по общим принципам, наложенное на филогенетическую близость видов, и даст ГР. Что было подробно изучено Вавиловым для пшеницы и ржи, форм с перекрывающимися ВЦ. Следовательно, возникающие ГР тем полней, чем филогенетически ближе виды [Vavilov, 1922; Вавилов, 1920, 1931, 1935а].

Эта логика переносима на эпистаз. Отбор здесь идёт на норму реакции маклеева комплекса [Вавилов, 1920, 1931, 1935а; Vavilov, 1922] и де ↔ стабилизацию его при комбинаторике с другими признаками организма [Синская, 1948]. Хотя гомеостаз и не исключен, в этих работах нигде нельзя сказать о его ключевом признаке — отрицательной обратной связи. В радикалах Вавилова и Синской [Суслов, Колчанов, 2009] или в опытах М.М. Камшилова¹⁹⁶ нет ни её самой, или признаков её «работы». С другой стороны, у Вавилова, в отличие от Синской, нет и намёка на рост общего сходства. Рожь остаётся рожью, пшеница — пшеницей, овёс — овсом [Вавилов, 1935а], тыква — тыквой, арбуз — арбузом [Вавилов, 1929аб, 1960]. Сходства в ЗГР проявляют признаки сами по себе,

195Преобладание таких случаев делает цитогенетику самодовлеющей. Вавилов недвусмысленно высказался против этого из-за их редкости [Н.И.Вавилов — Г.Д.Карпеченко 23 февраля 1926 г., Берлин; <http://vir.nw.ru/history/v-k-letters.htm>]

196Что не помешало И.И.Шмальгаузену [1983] и другим авторам [Суслов, Колчанов, 2009] увидеть в опытах Камшилова такое же подтверждение ЭТЭ, как и в данных о переносе признака с одного пола на другой, хотя там шла речь лишь о локальной стабильности, а не общей устойчивости [Шмальгаузен, 1945]. При последней такой перенос автоматически требовал бы гормональной смены пола или повреждал репродуктивную сферу, что обнаружилось в доместикационных экспериментах при гипер- и дестабилизации [Трапезов, 2007; Осадчук, Трут, 2017]. Первое, как известно, имеет место у рыб, земноводных (жабы) и птиц в природе; в известных опытах М.М.Завадовского [1922] запротоколированы все признаки нарушения и изменения гомеостаза. Нет у Камшилова и автономизации от среды - ключевой характеристики, общей для признака-гомеостата и -экрана [Wallace, 1858; Шмальгаузен, 1983]. Опыты Камшилова, наоборот, усиливали связь со средой, менялся лишь её вектор. Когда в руках молоток, тяжёлый особенно (глобальный картезианский закон утяжелил), любая проблема кажется гвоздём.

маклеевы комплексы сами по себе, но первое не «конвертируется» во второе и так далее, расширяясь, как у Синской [1948], почти до всего организма¹⁹⁷: неизменна даже дискретность признаков в ЗГР при росте полноты ГР. Между сходствами признаков и маклеевых комплексов, куда те входят, возможны все логически мыслимые отношения: сходство у признаков↑, сходство у комплексов↑; у признаков↓, у комплексов↑ и наоборот; у признаков↓, у комплексов↓. Скрещивание – лишь одна из функциональных систем организма, она может¹⁹⁸ коррелировать с другими системами, но не обязана¹⁹⁹, тем более каким-то априорным образом²⁰⁰. Межвидовые скрещивания возможны, видовые границы нарушаются безотносительно сходства признаков и полноты ГР: внеотборно, как в опытах Карпеченко, или адаптивно, но всегда локально-обстановочно [Вавилов, 1931; Вавилов, Кузнецова, 1923]. Сходство у Вавилова никак не связано с различием, между ними ни баланса, ни пропорции – никакого гештальта. Поэтому рост сходства здесь никак не ограничивает рост различий, хотя нет и запрета на это ограничение [Вавилов, 1936].

Такие ограничения выявлены и хорошо обоснованы сравнительной анатомией и эмбриологией. Их глупо отрицать (**рис.13**): наоборот, интереснейшая проблема ЗГР как синтеза и как парадигмы — выявить условия, при которых они не работают. Что они есть, показывает нам генетика: если кювьерианские корреляции ограничивают изменчивость, то генетические могут как ограничивать, так и нет. Простейшее из этих условий и облигатное для всех остальных – сонаследование генов, за ним – коэкспрессия генов. Однако при прочих равных, чем больше признаков сонаследуются и/или²⁰¹ коэкспрессируются, тем богаче комбинаторика. Вавилов [1935a] был прав – ЗГР последнюю отнюдь не ограничивает, парадокс здесь только для тех биологов, кто признаёт одни лишь

197Намёк на размывание межвидовых границ вместе с нарастанием сходства по возможно большему количеству признаков есть и в записках самой Евгении Николаевны [Синская, 1991].

198Как это показывают опыты по отдалённой гибридизации И.В. Мичурина, а также С.С. Шварца [1980], Д.К. Беляева [Трапезов, 2007, Трут, 2007] и особенно Г.Х. Шапошников [1966].

199Как показали опыты Г.Д. Карпеченко, а также Ф.Г. Добржанского [Dobzhansky, 1937] и его собственные [Вавилов, Кузнецова, 1923]. Увы, после падения Т.Д.Лысенко интерес Николая Ивановича к пропагандируемому им агроприёму яровизации склонялся под каким угодно углом зрения, кроме сугубой важности для его собственной теории. Скрещивание с другим в эволюционном синтезе Вавилова [1931] - единственно доступный (кроме отбора) ответ популяции на неадаптивность обстановки. Как все ответы на вызов, он может быть удачным, но отнюдь не обязан.

200Это показывают противоречия с ассортативностью скрещиваний в «каньонах эволюции», разобранные выше.

201Так, признаки с материнским эффектом могут сонаследоваться, но коэкспрессироваться с пула материнской РНК.

кьюверианские корреляции, без генетических, вместе с перманентно существующими признаками. Им-то Вавилов и оставляет отсылки к таблице Менделеева и другим гештальтам [Вавилов, 1920, Vavilov, 1922]. Увы, вместо отграничения от ЗГР всех таких случаев (гомологичности в них суть итог таких же ограничений отбора [Suslov et al., 2019, 2020], как в ГР Копа ([Core, 1904] и **рис.12**), все позднейшие теоретики декларативно отождествили несходное – ГР Копа с ЗГР Вавилова [Тимофеев-Ресовский и др. 1977; Любищев, 1982; Раутиан, 1988].

Допустим, филум не экспрессирует признак. Это ещё не значит, что генов нет, либо они детальны или находятся в скрытой изменчивости, как это по методу Кювье [Cuvier, 1812] и Баура [1913] принято равным образом в СТЭ [Филипченко, 1929; Тимофеев-Ресовский и др. 1977; Махров, Болотов, 2019], ЭТЭ [Раутиан, 1988; Hall, 2012] и берговом номогенезе [Любищев, 1982]. Не отказался от этих объяснений и сам Вавилов [1935a], однако генетическая комбинаторика даёт ему ещё одно: экспрессия данного гена «участвует» в образовании другого признака, подобно общим комплекующим у Клушанцева. По Вавилову это признаки с общей генетической основой²⁰², понимаемой как общий

202И шире, общая генетическая основа может быть сформирована и в связи с разнообразием целей для признаков, особенно для «работающих» время от времени. Добавление категориальных характеристик *зачем* и *за чем* возможно к обоим категориальным характеристикам — *езде и всегда, или здесь и сейчас*. Рассмотрим для простоты случай, когда ген, как фрагмент ДНК, имеющий проксимальный промотор и какую-либо терминирующую последовательность [Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Netton, Freeman, 2014] транскрибируется перманентно, *езде и всегда*. Тогда его вклад в общую генетическую основу разных признаков может реализовываться 1) как *здесь, сейчас, за чем/зачем* комбинаторика его продуктов; 2) как *обслуга* других признаков. Случай комбинаторики продуктов (1) поясняет, почему теории, связанные с определениями типа один ген → один транскрипт → один белок [Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Netton, Freeman, 2014] проглядели вавиловскую «общую генетическую основу» и почему у них неизбежен льюискэрролов вопрос без ответа: ЗГР — это о генотипе или фенотипе? [Раутиан, 1987, Махров, Болотов, 2019].

Если гены транскрибируются хотя бы время от времени, возможности комбинаторики растут: так геномы бактерий транскрипционно «горячи» (в любой момент времени большинство их генов транскрибируются), хотя регуляция транскрипции в основном репрессивна (на выключение), у эукариот всё с точностью наоборот («холодно», на включение), археи же промежуточны. С другой стороны, признаки можно разделить на те, которые определяют выбор целей; те, чей вклад таким выбором определяется; и акцидентальные, если неприменимо и то, и другое (но необязательно нейтральные, в отличие от СТЭ). Первые облигатно имеют выход на рецепцию и анализ внешней среды. Вторые — его не имеют (как актин-миозиновый или тубулин-динеиновый универсальные клеточные моторы), они и будут обслуживающая инфраструктура — *обслуга* (2) [Суслов, 2014].

Это деление отнюдь не эквивалентно разного рода иерархиям типа **а)** структурных и регуляторных признаков: *обслуга* может регулировать хотя бы трофически, а в пределе и по принципу гомеостата; **б)** генов роскоши и домашнего хозяйства: *обслуга* к ним может не принадлежать, или **в)** универсальности и неуниверсальности: актин-миозиновая система — универсальный клеточный мотор, у прокариот универсальных моторов нет, но жгутики

генофонд, задействуемый при их становлении в онтогенезе, а не как картезианская близость к началам [Вавилов, 1935a]). Логичная с точки зрения сторонников СТЭ классификация ГР по Филипченко далеко не логична, раз там неявно зашит Естественный Порядок!

Что и аукнулось, как только геномные данные стали интерпретировать, комбинируя **i, ii, iii**. Меняя число последовательностей, коэкспрессирующихся генов и т.д., можно по произволу наблюдателя сделать любые признаки гомо- или аналогичными [Moore, Willmer, 1997; Hall, 2012]. Хороший пример — сравнение фасеточных и камеральных глаз: по комплексу признаков и по общему предку они – аналогия, по гену *Pax-6* – гомология [Gehring, Ikeo, 1999]. Вавилов поступает логичней, когда видит классификацию Филипченко безиерархично (безотносительно полноты сходства) и оперирует гомологичностью как третьим сходством, в котором гомология и аналогия в принципе не могут быть чётко противопоставлены друг другу [Vavilov, 1922]. Этим он рвет с балансом сходства и различия, т. е. с той частью физики и биологии Аристотеля, которую сохранили и приумножили в биологии все подряд (**рис.12**): сторонники Естественного Порядка²⁰³ и ОТС²⁰⁴, дарвинианцы и дарвинисты с их убеждённым физикализмом, да и ламаркисты, рассматривавшие эволюцию как итог приложения силы – «воли» самого организма или воздействия среды²⁰⁵.

обоих равно обслуживают таксисы. Больше того, служба может, но не обязана работать перманентно. Мейоз, обеспечивающий менделирование, как раз такая служба: ни выбор, ни подбор партнёров никак от него не зависят, чего нельзя сказать (даже в общем виде) о горизонтальном переносе. См. «Теории биологической эволюции...», *op.cit*.

203В системе Линнея [1989] это выразилось в облигатности пары естественного и существенного признака для классификации. Зато Маклей занял здесь агностическую позицию: в творение верил, Естественный Порядок обсуждать отказывался, видя в факте его обсуждения (а не выявления) уступку априоризму [Novick, 2016]. Законы обсуждал лишь на стадии гипотезы, выявленные в Природе законы отстаивал [Macleay, 1819-1821].

204Кроме Ю.А. Урманцева [1988]. В его ОТС различия не меняют системного статуса объекта, хотя могут менять его таксономическую принадлежность в классификации систем.

205Поэтому их другое название — динамозволюционисты. Самым пламенным революционером в этой традиции был сам Ж.-Б. Ламарк: его разрыв с идеями Естественного порядка по радикальности сравним с вавиловским. Рудиментом последнего остаются градации, но этот порядок динамичен, живое перманентно возникает из неживого и отличается в формы градаций лишь потому, что других не может быть в текущих условиях. К остальным элементам Порядка Ламарк нетерпим. В созданной им парадигме неважны (ни как проблема, ни как задача) ни выявленный им самим факт параллельных изменений (объясненных лишь генокопированием модификаций), ни другие частью выявленные, частью логически постулированные им факты сходства по принципу организации [Ламарк, 1955].

См. Сулов В.В. Ламарк и стресс: дарвинистское объяснение основных эпифеноменов ламаркизма, <http://www.socialcompas.com/2014/02/23/lamark-i-stress-darvinistskoe-ob-yasnenie-osnovny-h-e-pifenomenov-lamarkizma/>, Махров А.А. «Благоприобретённые признаки», <http://www.socialcompas.com/2015/03/01/blagopriobretyonnye-priznaki/>

Как известно, с углублением дивергенции филумов падает общий уровень генетического сходства (по параболе, согласно модели Мёллера-Холдейна [Фридман, 2012; Herron, Freeman, 2014]), в силу чего у них растут вероятности а) снятия общих предковых запретов и б) несовпадений в выделенных направлениях эволюции. Поэтому возрастает суммарное разнообразие и признаков филумов, и здесь и сейчас доступных обстановок. Отсюда растёт вероятность появления фактора отбора, действующего лишь на общие признаки, или третьего признака, сравнение через который делает остальные признаки сходными, «подставляя» их под общий отбор. Тогда ГР вполне возникают вне рода и вообще вне какой-либо филогенетической близости филумов — было бы разнообразие среды и признаков. Действительно, лишь при низком разнообразии признаков (x), сред (y) и комбинаторики признаков (z) попарное сравнение их делается единственно возможным. В случаях Уоллеса-Бейтса, Вавилова-Гаузе, а также «городских» (и, шире, динамических, глава 1) популяций, с учётом высокого разнообразия их поведенческих признаков при сильной морфологической общности с консервативными популяциями ситуация прямо противоположна. Все три показателя X , Y , Z — весьма высоки (см. Введение). X , Y , Z — реальный аналог идеальной третьей вещи аль-Араби (см. главу 2.10.6). Вавилов совместил в одной теории безиерархичность (как в галилеевой физике) и качественное разнообразие (как у Аристотеля), что не удалось никому больше. Тогда у дестабилизантов — X , y , z : и у доместикантов, и при естественной дестабилизации разнообразие признаков высоко, но как-либо дополнительно отделено от и без того низкого разнообразия сред или возможностей адаптивной комбинаторики (а не любой).

Случаю X у Вавилова соответствует ГР темнотёрности у пшеницы и ржи. Но у пшеницы эти зерна фиолетовые, у ржи коричневые [Vavilov, 1922]). ГР выявимы, лишь если описаны светлые зерна и одна из двух тёмных морф. Или различия в распределении пигментов, как в ГР аномальной окраски перьев тетеревиных, где роль отбора сыграл маклеев наблюдатель, собравший птиц с аномалией в коллекцию Дарвиновского музея: сама их редкость говорит о дезадаптивности [Раутиан, 1987]. При попарном сравнении данные цветные признаки дивергентны и ГР нет. Но

Ламарк был нетерпим к любым ограничениям на эволюцию (тренировка при подборе пар и изоляция изменяют всё, кроме текущих условий среды, которые их обоих и задают) и разграничения признаков, даже к описанным им самим. И тренируется, и изолируется организм в целом, логически же облигатный естественный отбор как подбор пар вообще функция организма и никого иного [Ламарк, 1955]. Прочие динамозволюционисты от Э.Жоффруа Сент-Илера до Копа и Каммерера (кстати, и Т.Д. Лысенко) оставались в рамках аристотелева баланса, когда уменьшение сходства есть увеличение различий. Поэтому нет оснований считать Ламарка отцом-основателем теории, которую разделял ещё ибн-Сина.

если адаптивен сам по себе признак тёмной окраски, отбору безразличен способ её получения: усилением того или иного цвета или его оттенка, смесью цветов или (если окраска не охватывает орган целиком [Бейтс, 1958]) цветовым контрастом для усиления эффекта восприятия²⁰⁶. Если же отбору важна концентрация пигмента, отбор идёт прямо по ней, «не обращая внимания» на прочие признаки. И только при адаптивности выделенных направлений «баланс пигментов», «функция окраски», отбор превратит ГР похожих в ГР общих окрасок (**рис.12**), как в случаях мимикрии [Бейтс, 1958], ГР куропёрости у птиц или точного сходства в окраске у видов, совершенно неродственных, что часто у дятлов²⁰⁷.

Общий фактор отбора в случае **У** – болезнетворный агент: специфический организует ГР иммунитета, неспецифический — ГР его отсутствия [Вавилов, 1919, 1936]. Неспецифический не всегда значит неспециализированный (архаически-универсальный). Его аналог на уровне поведения — охотник-мышковщик, на слух пробивающий снежный покров, свод норы и подстилку для поимки добычи. Это не архаический способ охоты, ему надо учиться²⁰⁸. Его присутствие и охота организуют ГР похожести грызунов и землероек (**рис.12**), чётко отличимых для охотников-норников. Для землероек ГР фатальны: мышковщик «оценивает» угоды по изобилию мышевидных грызунов, землероек, схватив, убивает, но не ест, бросает. Для него «цена ошибки» мала, почему различие не наступает — проще убить несъедобную жертву и повторить поиск [Формозов, 1976]. В отсутствие мышковщика этот ГР исчезнет, т. е. ряд «мерцает» [аль-Араби, 2013], при дарвиновой конвергенции оба случая невозможны [Тимофеев-Ресовский и др., 1977].

2.10.8. Заключение: ЗГР как синтез

Случай **З** у Вавилова лишь в отборе признака на разном средовом и/или генетическом фоне в ВЦ, либо в посевах на географически разных сортоиспытательных участках при районировании сортов [Вавилов, 1936, 1962]. Однако уоллесовы обстановки делают **З** более универсальным. Скажем, хищные гусеницы гавайских *Hypomocoma molluscivora*, *Eupithecia orichloris*, как и у пядениц, мимикрируют под сучок. Общий вектор отбора здесь – охота, но не обстановки: пяденица прячется от

206См. Бадяев А.В. Острова в море возможностей: что определяет темпы и направления эволюции каротиноидной окраски у птиц? <http://www.socialcompas.com/2020/07/16/ostrova-v-more-vozmozhnostej-chto-opredelyaet-tempy-i-napravleniya-evolyutsii-karotinoidnoj-okraski-u-ptits/>

207См. «Гиперболы Виллиса: попытка интерпретации», <http://www.socialcompas.com/2015/11/22/giperboly-villisa-popytka-interpretatsii/>

208Ещё более специализирован медведь-губач *Melursus ursinus*, приближающийся по этому уровню к муравьедам и панголинам.

охотников, а не для охоты. Древолазание в пустыне – обычный способ охладиться, у кенгуру-квокк (*Setonix brachyurus*) о. Ротнест он – следствие недостатка корма: всякая зелень должна быть съедена [Кист, 1980]. У древесных кенгуру *Dendrolagus sp.* древолазание – единственная возможность использовать в лесу основной аллор их предков, рикошетирующий галоп, хотя влажный тропический лес предельно несходен с пустыней.

В плавание киты и сирены используют вертикальные изгибы позвоночника в своего рода трансверсальном галопе. Рабочую поверхность здесь исходно давал комплекс ног и хвоста, причём больший вклад был у ног, как у амбулоцета и других примитивных форм. Однако подобное плавание (в отличие от движений боковыми изгибами тела), делает ненужной всю скелетно-опорную морфологию ног, предопределив именно их редукцию в комплексе [Gol'din, 2014; Boessenecher, Fordyce, 2015]. Парадокс, но кофункционирование признаков, усиливающих друг друга (нет ни баланса, ни пропорции, ни вообще какого-либо адаптивного компромисса по А.П.Расницыну [2002]) – также может вести к редукции одного из них. И именно того, которого комбинаторика работающих признаков (никакого «обнейтраленного» признака-«лентяя» СТЭ или ЭТЭ) ставит в положение, способствующее фиксации повреждающих мутаций²⁰⁹. Раз появившись, киты и сирены сближают ихтиозавров и тюленей, сохранивших хвост и ноги, причём противоположным образом: по функциональному вкладу и по редукции. Они образуют диахронные расходящиеся ГР (рис.12).

Синхронные расходящиеся ГР изучены на композиционных элементах из ТАТА-боксов, перекрытых флангами с другими регуляторными сайтами: негомологичные мутации здесь взаимно компенсируются при функциональном перекрытии вкладов ТАТА-бокса и регуляторного сайта в общую функцию – экспрессию гена. Любую мутацию (повышающую или снижающую вклад ТАТА-бокса²¹⁰)

²⁰⁹Идентичной могла быть потеря полета у крупных бегающих птиц. С ростом размеров взлёт требует разбега; ноги и крылья здесь работают в комплексе, как у дроф, пастушков или нырковых уток. Уязвимыми для вредных мутаций оказываются крылья: таким образом утрачивают способность к полёту самые крупные самцы патагонских уток-пароходов *Tachyeres patagonicus* (единственный летающий вид этого рода, остальные три не летают). Комплекс, где ноги и крылья неуязвимы – лазание сорок по стенам [Березовиков, 2014], а также «городских» сизарей или вяхирей по ним же или ветвям деревьев. Древесные птицы обычно прыгают, сизарь сохранил инеадаптивный шаг и, перешагивая по тонким ветвям, машет крыльями. Такое функциональное перекрытие сравнимо с майоргеном и генами-модификаторами. ГР с ними, опираясь на данные известного специалиста по генетике хлопчатника Сиднея Кросса Харланда Вавилова включил в ЗГР, вопреки мнению всех [Шмальгаузен, 1983], кто был на его докладе.

²¹⁰Если ТАТА-бокс вообще не работает, ген не экспрессируется, если не работают другие сайты – нет ситуативной регуляции экспрессии: случай с ногами китов невозможен.

скомпенсирует мутация в сайте-соседе. Поэтому в каждый момент филогенеза все филумы с данным композиционным элементом (гомологию и аналогию здесь не противопоставишь, больше того, при таком перекрывании мутагенез неизбежно превратит гомологичные признаки в гомологические!) дают ГР либо с превалирующим вкладом ТАТА-бокса, либо сайта-соседа. Так происходит даже в стабильной, но слабопессимальной среде [Суслов и др., 2019, Suslov et al., 2019].

Однако функциональное перекрывание признаков с их усилением гораздо важнее в среде изменчивой, пессимальной и просто опасной (случай «городских» популяций). Так, кожное дыхание у черепах-триониксов заменяет лёгкие в воде, но продолжает работать и на суше, пока панцирь влажен. Рептилия-трионикс живёт в обстановке земноводного, однако высокая интенсивность дыхания делает его куда более подвижным и сообразительным²¹¹ существом во всех средах. Поэтому она много лучше амфибий воспользуется когнитивной картой, чтобы справиться с задачей прогноза – продолжать поиск новых рефугиумов (убежищ от сухости) при патрулировании территории или вернуться в исходный? Признаки у триониксов не просто функционально перекрываются, функция дыхания обогащается признаками (рис.13), усиливающими её как напрямую (комплекс кожного и глотто-фарингеального дыхания), так и локально-обстановочно (мозг и экстернальные рецепторы, дающие стратегию использования всех дыханий здесь и сейчас). Само существование триониксов уже говорит об их эволюционном успехе: давно исчез их исходный биотоп в меловом периоде – гипотрофные озера, консервативных популяций здесь нет, одни динамические.

Резюмируя, ГР могут адаптивно возникать в ВЦ, общем биотопе без ВЦ (у землероек и мышей на фоне мышковщиков), в биотопах, разделённых многими километрами и годами, могут мерцать и расходиться. Это объясняет на одном основании как наблюдаемые регулярности, так и лакуны, что даёт ЗГР статус Закона²¹². Для данной книги важнее следующее:

I) в ВЦ нет общего предка – ни неспециализированного по Копу, ни архаичного универсала по Львову. Чтобы освоить ВЦ, филум любой

211 *Trionyx triunguis* – первая черепаха, у которой описано игровое поведение: в неволе, в обогащённой среде [Burghardt et al., 1996]. Из других рептилий игра отмечена также у видов со сложной локомоцией, развитой манипулятивной активностью или живущих в трёхмерном пространстве: нильского крокодила *Crocodylus niloticus* и комодского варана *Varanus komodoensis* [Burghardt, 2015].

212 Более того, эти случаи характеризует явная симметрия, причем созданная отбором, а не нейтральная как в биосимметрии Ю.А. Урманцева [1973] и без сложных преобразований формы как в [Наливкин, 1925; Шафрановский, 1964]. Действует ли Закон Кюри в адаптивной эволюции через ЗГР Вавилова?

степени специализации должен освоить хотя бы одну стацию и не попасть под эндемизирующий отбор, блокирующий обмены между стациями. Это идентично «движению» вверх по городскому градиенту при урбанизации вида;

II) ГР – маркер эволюционного ответа на разнообразные и изменчивые среды и/или функциональное перекрытие признаков для их усиления или шире, для роста витальности организма во всех её аспектах: экспансии, прогноза, устойчивости как «серфинга» особей и популяций на «волнах» средовых изменений (что нельзя путать с гомеостазом, устойчивость трионикса или кита под водой – его противоположность).

В изменчивой среде наилучшей, а то и единственно возможной стратегией будут не оптимизация по гомеостазу или конкуренция за лучшую стацию (её может просто не быть, либо её поиск «съест» все ресурсы), а умения организма а) «брать поправки» на изменчивую обстановку *здесь и сейчас* или б) направлять имеющиеся ресурсы (прежде всего силы и время) на расширение возможностей выбора, даже если это нарушает гомеостаз – потом отлежимся в найденном рефугиуме. Именно эту стратегию, а не оптимальную (экономия воды) выбрал Ален Бомбар, в одиночку пересекавший океан. Его активная деятельность вела к обезвоживанию, но позволяла ловить рыбу, чей сок то и дело восполнял потерю влаги (ему, также как китам и тюленям, почки жертв облегчали работу его собственных почек). Но если вид-антиоптимат вынужден кочевать даже в нормальных ему условиях среды, то вид-оптимат, которого отбор формирует в стабильной среде – лишь при экстраординарном росте пессимальности. Этим объясняется и “южная помпа”, и превалирование континентальных биот в биогеографии (рис.13): и на островах, и в высокоширотных биотах [Шварц, 1980] у отбора выше вероятность дать эндемика-оптимата.

Глава 3

Когнитивные достижения «городских» птиц: нет общего с одомашниванием

Резюме

Обсуждается непригодность модели доместики Д.К. Беляева для понимания микроэволюционных изменений при освоении городов «дикими» видами птиц и млекопитающих. Доместикация и урбанизация часто отождествляются, так как равно считаются «приспособлением к человеку и созданной им искусственной среде обитания», т.е. развитием синантропности. Проведённый анализ показывает, что это ошибка.

При урбанизации «диких» видов мозг увеличивается, как и в других вариантах экстремальной среды обитания. Когнитивный прогресс достигается каждой «городской» особью самостоятельно, за счёт развивающего воздействия урбосреды на психику, благодаря росту возможностей оценивания и прогноза её динамики по сигналам-предвестникам. Поэтому он предваряется подъёмом смелости, лучшей дифференциацией стимулов: отделением значимых и дальшеотреагируемых особью от всех прочих, к которым растёт резистентность. При одомашнивании, наоборот, мозг уменьшается, когнитивный прогресс в новой среде обитания достигается «кооперативностью мышления», использованием социальных «подсказок» людей и сородичей. Демонстрируется сомнительность гипотезы «самоодомашнивания» карликового шимпанзе *Pan paniscus*, развитой в рамках этого же отождествления; к человеку она применима отчасти.

В главе обсуждаются когнитивные изменения в «городских» популяциях птиц, отчасти и других позвоночных, показывающие, почему урбосреда часто именуется «развивающей» [Мешкова, Федорович, 1996], как и за счёт чего достигается их прогресс в решении проблемных задач, обучении по образцу, социальном копировании и других проявлениях интеллекта. В последние 5-7 лет надёжно показано, что этот прогресс имеет место при всякой успешной урбанизации (пусть в разной степени), [Lowry et al., 2013; Lefebvre, Aplin, 2017; Sepp et al., 2020]. Однако нельзя согласиться с господствующим объяснением данного феномена. Сегодня оно основано на концепции доместики Д.К.Беляева [Трут, 2007,2008], одной из немногих советских эволюционных теорий, позитивно

воспринятых и широко распространившихся на Западе. Анализ одомашнивания лисиц и других позвоночных (включая птиц) показал множественность вызванных им изменений — физиологических (особенно гормонального состояния и его онтогенеза), морфологических, поведенческих (включая продлённое обучение из-за меньшего стресса и страха в искусственной среде и в присутствии человека, блокирующих обучение у диких форм, что опосредовано выбросом кортизола). Ключевой триггер этого «веера» преобразований — непроизвольный отбор по поведению, на дружелюбие к человеку вместо прежних страха/агрессии; спокойное отношение к вольеру, жилой комнате и прочей инфраструктуре, обслуживающей разведение. Что «тянет» за собой все прочие изменения: организация, эволюционируя, «подстраивается» к главному селективному требованию (быть «добрей» и «доверчивей» к людям), обеспечивает всё большее развитие и/или более раннее проявление данных признаков [Трут, 2007, 2008].

Дальше, увы, «доместикацию» использовали как объяснение изменений поведения и когнитивных особенностей при урбанизации «диких» видов птиц и других позвоночных, «купившись» на поверхностное сходство между ними [Møller, 2008, 2009, 2010]. Прогресс в обучении, манипуляции, исследовательской и рассудочной деятельности «городских» птиц сочли следствием роста их «доброты» и «доверчивости» к людям и технике (приняв за него сокращение средних дистанций вспугивания и других проявлений индифферентности). Здесь мы продемонстрируем необоснованность подобного переноса, лежащего в основе идеи «самоодомашнивания», применяемой к разным видам, в том числе обсуждаемым далее бонобо [Hare et al., 2012] или к «городским» птицам и млекопитающим²¹³. Мы также выдвигаем альтернативное объяснение прогресса когнитивных способностей «городских» птиц, млекопитающих, рептилий, и покажем его лучшее соответствие фактам.

Сравнение поведенческих изменений в «городских» популяциях птиц сравнительно с «сельскими» или «лесными» vs одомашненных видов в среде, созданной для них человеком сравнительно с дикими предками показывает, что сходства между ними поверхностны, а различия многочисленны, существенны, носят системный характер. Однако они игнорируются, почему и заслуживают специального внимания. Увы, оба автора сами так делали, исходя из похожежности изменений гормонального уровня при урбанизации и доместикации, и до 2014 г. легко уподобляли их друг другу, не обращая внимание на различия²¹⁴. Одно из подобных сходств относится к гормональным изменениям в рамках обоих

²¹³Считается, что урбанизация как самоодомашнивание, т. е. тот же процесс, что описан Д.К. Беляевым и Л.Н. Трут для вольерных лисиц, при освоении городов идёт самопроизвольно и независимо от человека

процессов: по их завершении содержание кортикостерона снижается, а серотонина увеличивается [Bonier, 2012; Deviche, Davies, 2014; Partecke, 2014]. Чем дальше зашла урбанизация вида, тем слабей чужеродная среда и её составляющие стрессировать птиц. Они всё реже запускают тревожно-оборонительную реакцию, всё чаще — исследование, манипуляцию и игру как формы реакции на новизну, созданную постоянными изменениями обстановки вокруг: «кружева» местообитаний, их ресурсной обеспеченности, беспокоящих контактов с людьми и пр. Так урбосреда, более сложная и изменчивая сравнительно с местообитанием исходной популяции, начинает влиять развивающе вместо прежнего подавления.

3.1. Разные стороны «развивающего» воздействия урбосреды

Везде, где это специально исследовали, урбанизация увеличивает когнитивные «достижения» «городских» популяций сравнительно с исходными:

I) по сложности задач, решаемых особями, естественно возникающих или поставленных экспериментатором. Среди них — инновации, проблемные задачи, лучшее привыкание к беспокойству со стороны человека, лёгкость обучения и переучивания, качество долговременной памяти, иногда — изменения объёма переднего мозга. См. обзоры [Miranda, 2017, table.7.1; Sol et al., 2020, table 15.1] и анализ происходящего в [Sol et al., 2013, 2016; Dukatez et al., 2017, 2020].

II) по смелости — мотивации их решать, оказавшись в новой и необычной среде и, шире, вообще направленно действовать в этих условиях, достигая решения в том числе путём проб и ошибок, вместо неophobia, страха и отступления, доминирующих в исходных популяциях [Lowry et al., 2013; Miranda, 2017; Sepp et al., 2020].

III) по пропорции особей, демонстрирующих высший уровень интеллекта и смелости: в «городских» популяциях это все птицы или большинство, в «сельских» или «лесных» — единичные «лучшие» индивиды, выигрывающие конкуренцию за территорию и партнёра, доминанты при жизни в стаях и пр. [Фридман, 2018; Фридман, Суслов, 2018].

IV) Разрушение поведенческого синдрома, определяющего реакцию особей на новую и неизвестную ситуацию, беспокойство пешеходами, собаками, велосипедистами и т. д. объектами, прямо не определяемыми

214См. комментарий «Урбанизация диких видов птиц/млекопитающих как domestикация домашних» к переводу работы Bonier [2012], www.socialcompas.com/2014/02/04/urbanizatsiya-dikih-vidov-ptits-mlekovpitayushhih-kak-domestikatsiya-domashnih/#i-4

как «хищники», но потенциально опасными (англ. *Behavioural syndrome*, см. [Sih et al., 2004; Sih, de Guidice, 2012]). Составляющие его виды активности до урбанизации жёстко связаны между собой корреляциями, положительными и отрицательными: первые проявляются вместе, дополняя или усиливая поведенческий ответ, вторые исключают друг друга. Когда ситуация вызывает беспокойство и стресс, запускается оборонительное поведение, составляющие которого заданы последовательным развитием ситуации: отслеживание объекта, потом общий рост настороженности и страха (учащение осматриваний, замирание и пр.), поначалу чередующийся с попытками кормиться, затем бегство (на одноименной дистанции, англ. *flight distance*²¹⁵).

Все эти характеристики отрицательно коррелируют с «выдачей» поведения, связанного с исследованием и смелостью, позволяющего проявить интеллект и воспользоваться случившимся в своих интересах, исключив неophobia и другие реакции, подавляющие перечисленное [Atwell et al., 2012; Miranda et al., 2013; Carrete, Tella, 2017; Dukatez et al., 2017]. Т.е. альтернативы реагирования на новизну в исходных популяциях соответствуют имеющимся у ручных vs агрессивных лисиц, лабораторных грызунов и т. д. «продуктов» одомашнивания [Hare et al., 2012]. Однако урбанизация, в противоположность доместикиции, отнюдь не меняет первый набор корреляций на второй. Данные корреляции она разрушает: у «городских» птиц каждая составляющая в исследовании ситуации, манипуляции и игре с образующими её объектами (или, наоборот, в действиях тревоги и бегства) проявляется независимо от прочих, «запускаясь» собственными изменениями в урбосреде. Можно сказать, что происходит переход от кювьеровского состояния признаков поведения, порождающего ГР Копы, к вавилонскому (см. главу 2.10).

«Рассыпавшись» поодиночке, формы поведения ранее единого синдрома позволяют «городским» особям в каждой ситуации выбирать,

²¹⁵Дистанция взлёта (или бегства) — расстояние, на котором птица взлетает при приближении человека, направляющегося прямо к ней размеренным шагом (другой способ определения — проходящего по касательной). Начиная с пионерских работ Джоанны Бюргер [Burger, Gochfeld, 1981, цит.по: Blumstein, 2014], её величину считают критерием оценки опасности самой птицей: на территориях с большим уровнем риска и/или в ситуациях, вызывающих большой страх, птицы взлетают раньше при приближении одних и тех же потенциально опасных объектов [Møller, 2008, 2010, 2014; Møller, Ibáñez-Álamo, 2012; Carrete, Tella, 2011; Diaz et al., 2013 и др.]. При определении уровня настороженности и/или страха в данной конкретной ситуации взаимодействия с внешним объектом также значимы два других расстояния а) с которого происходит подход (англ. *starting distance*) и б) на котором птица насторожится, прервёт предшествующую активность, начнёт осматриваться и пр. (англ. *alert distance*). Однако это верно лишь для «лесных» или «сельских» популяций: по мере урбанизации вида дистанция взлёта «городских» птиц вместо оценки опасности (от которой надо скрыться в убежище) всё более отражает общее беспокойство, требующее резистентности и продолжения прежней активности. См. подробней главу 5.

как «определить» её наиболее точно (это «опасность»? «безразличие»? или «интерес» и «возможная польза»?), какие её составляющие отреагировать и как. Поэтому исследование, рассудочная деятельность, активное использование людей и техники сплошь и рядом сопряжены с неохотой, немедленным бегством, если на птиц вдруг обращают внимание, приближаются, пробуют фотографировать и пр. Реже урбанизация перестраивает прежний синдром в качественно иной; анализ разрушения поведенческого синдрома при урбанизации разных видов произведён в главе 5.

Успешная урбанизация «приспосабливает» особей к собственному стрессу (вызванному островным эффектом, необходимостью перемещений с одного «острова» местообитаний на другой, беспокойством людьми и техникой, другими факторами, значимыми для исходных популяций). Больше того, сам факт перемещения, даже только возможность его «шунтируют» стресс, позволяя приспособляться к нему в обход отбора генов самой стресс-реакции²¹⁶. Благодаря этому средовой стресс при урбанизации отнюдь не уменьшается, но падает его травматичность для «городских» птиц (в чём и состоит адаптация). В такой ситуации сложность, гетерогенность и вариативность компонентов урбосреды оказывают развивающее воздействие, вместо прежнего подавления [Мешкова, Федорович, 1996, с.43-46]: продлевают период обучения, поддерживают исследования нового и непонятного вместо беспокойства и бегства, стимулируют манипуляцию и игру [Sol et al., 2013, table 1; Preiszner et al., 2016; Sol et al., 2020, table 15.1], включая «прогнозы» её динамики по сигналам-предвестникам [Фридман, Ерёмкин, 2009, с.61-63; Lowry et al., 2013; Griffin et al., 2017]. Здесь важнее всего данные Н.Н.Мешковой и Е.Ю.Федорович [1996, с.78-86] о поведении городских домовых мышей *Mus musculus* в «жилой комнате». Они интенсивно исследуют составляющие новой и сложной среды, играют с ними, а дальше используют в собственном поведении, скажем, для ухода от агрессии доминантов (один из примеров «шунтирования» стресса). Сходным образом группы «городских» домовых воробьёв решали проблемные задачи быстрее «сельских», т.к. в ответ на их предъявление превалировала готовность исследовать, а не страх [Liker, Bókonyi, 2009]. Негородские мыши, наоборот, стрессируются сложной средой и избегают её. Эти различия сохраняются и при выкармливании детёнышей человеком, т. е. представляют собой продукты изменений на генетическом уровне, поддержанных отбором. Опытами с выращиванием в изоляции показан врождённый характер изменений 1) у «городских» серых юнко: большая смелость, меньшая неохота, исследование нового пространства

216См. «Оптимизация стресса и ароморфная эволюция», *op.cit.*

происходит быстрее, но менее тщательно, его отрицательная корреляция с максимумом выброса кортикостерона в ответ на стрессор, но не с базовым уровнем или средним подъёмом гормона в данном случае, при уменьшении того и другого показателя²¹⁷ [Atwell et al., 2012]; 2) у черных дроздов по степени неофилии — сближения с объектом в знакомой обстановке и неофобии — его избегания в незнакомой [Miranda et al., 2013]. Горные гаички *Parus gambeli*, освоившие г.Рино (Невада, США), лучше справляются с новыми проблемными задачами, быстрее и интенсивней обследуют новую среду, лучше удерживают пространственную информацию в долговременной памяти. Не найдено значимых отличий от «лесных» птиц в уровне неофобии, интенсивности запасаения пищи, объёме и общем количестве нейронов гиппокампа [Kozlovsky et al., 2017].

Сходный результат дали опыты с искусственным выращиванием ящериц водяных легуанов *Intellagama lesueurii* из природных и пригородных (сады, парки) vs городских ландшафтов. Пять раз за первый год жизни у них оценивали такие черты индивидуальности, как смелость, неофилия, исследовательская активность, определяя их выраженность и повторяемость [Baxter-Gilbert et al., 2019, fig.1, table 2]. Значимые межгрупповые различия отмечены только по смелости: у «пригородных» ящериц она несколько выше, чем у «городских», у тех и других — много выше, чем в исходных биотопах. Отмечена тенденция к усилению исследовательской активности по мере урбанизации. Значимая индивидуальная повторяемость отмечена только для смелости, причём у «городских» ящериц её уровень вариативней, чем у «пригородных» [Baxter-Gilbert et al., 2019]. Скальные агамы *Psammophilus dorsalis* из пригородов Бенгалора (Индия) быстрее выучивают места расположения убежищ, и быстрее переучиваются при изменениях сравнительно с «сельскими» [Batabyal, Thaker, 2019].

Аналогичные изменения описаны у других видов. «Городские» стенные ящерицы *Podacris muralis* смелее: меньше времени проводят в укрытии при угрозе нападения хищника и быстрее привыкают к ней. При последовательных имитациях нападения их время пребывания там снижается сильнее, чем у «сельских» [Pelliteri-Rosa et al., 2017]. Есть и исключения: успешно заселившие города Восточной Австралии сцинки *Lampropholis delicata* не отличаются от «сельских» ящериц ни в восприятии риска (реакция избегания новых предметов, запахов или звуков), ни в пространственной памяти (скорость решения стандартного теста на выбор между безопасным vs уязвимым убежищем в Y-образном

217Устойчивое различие по данным признакам между популяциями (в том числе уменьшение дистанции взлёта «городских» птиц) также отмечено в полевых наблюдениях [Atwell et al., 2012].

лабиринте). Возможная причина этого — даже у «сельских» сцинков оба параметра и так максимальны сравнительно с прочими видами, урбанизации «некуда» их увеличить [Walsh et al., 2018]. «Городские» бурые анолисы *Anolis sagrei* во Флориде сравнительно с ближайшей «лесной» популяцией отличаются большей смелостью, сопряжённой с усилением исследования; у разных видов *Anolis* урбанизация также усиливает осторожность при кормлении. К людям, наоборот, они доверчивей, дистанция испугивания «городских» ящериц падает как у птиц. Они лучше дифференцируют реальную опасность от «просто беспокойства» [Lapiedra, 2018]. «Городское» повышение риска, от хищничества до повышенной гибели на дорожках и автотрассах, меняет поведение ящериц в сторону, противоположную природным ландшафтам с повышенным риском хищничества.

В опытах с интродукцией *A.sagrei* на малые острова Карибского моря с наличием и отсутствием наземного хищника (килеватой масковой игуаны *Leiocephalus carinatus*) показано, что в первом случае отбор по поведению жёстче, чем по морфологии. Он благоприятствовал боязливым ящерицам (склонным вместо принятия риска отступать при потенциальной опасности), дольше отсиживающимся в укрытии, меньше исследующим территорию. В отсутствие хищников, наоборот, их выживаемость обратно связана с длительностью латентного периода между концом опасности и выходом из укрытия для обследования пространства [Lapiedra et al., 2018]. Сходным образом становились смелее далматинские ящерицы *P.melisellensis*, освоившие города на крупных островах Адриатики (о. Вис) сравнительно с островами поменьше, лишь с сельскими поселениями (о. Biševo и Veli Budikovac), и вовсе незаселёнными, без естественных хищников (о. Brusnik). Принятие риска исследовали, предъявляя модели потенциальной опасности — змеи и грача, вызывающие бросок в укрытие и более или менее долгое пребывание там, прежде чем возобновится кормление. Его длительность — мера страха перед опасностью или, наоборот, готовности к принятию риска (больше всего ящериц пугала змея). Одновременно их тестировали на неофобию, предъявляя новый, возможно пугающий, но полезный объект — ярко-красную пластиковую бутылку с водой, из которой ящерицы могли пить (если не боятся её) [de Meestr et al., 2018].

Ящерицы на обитаемых островах быстрее высовывали голову из укрытия после предъявления модели хищника, но с меньшей вероятностью (и с большим временем задержки) подходили к кормушке с мучными червями, рядом с которой находилась модель змеи. На необитаемых доверчивых ящериц было большинство: некоторые кормились с рук, бегали по ним, облизывали и кусали. Разницы в восприятии опасности «городскими» и «сельскими» ящерицами не

найденно, возможно из-за невысокой степени урбанизации. Неофобия у обоих и вовсе отсутствовала, предъявление красной бутылки никак не мешало подходу к кормушке. На о. Брусник, однако, часть особей демонстрировали неофилию: бутылка их привлекала настолько, что они её обследовали в ущерб кормлению [de Meestr et al., 2018]. Т.е. урбанизация «заставляет» ящериц в крупных городах большую часть времени вести себя так, как в природных ландшафтах с отсутствием хищников, одновременно всё время отслеживая обстановку вокруг, чтобы с опережением реагировать на опасность в те (немногие) моменты, когда хищник реально появится. Здесь невозможно не видеть «развивающего» влияния урбосреды.

Самые яркие примеры изменений I-IV показывают птицы и млекопитающие. Черноклювые сороки *Pica hudsonica* часто гнездятся поблизости от американских ворон *Corvus brachyrhunchos*, в том числе потому что их агрессия спасает от разорения гнёзд другими воронами. В Jackson Hole, Вайоминг, исследовалось, как тогда обстоят дела с конкуренцией: «платят» сороки «штраф» за обитание на участке более крупного и агрессивного вида, способного отнять корм у мелкого (или быстрее добывать обнаруженную им пищу), или «соображают», как избежать «штрафа»? В опытах Rhea J.Esposito [2015] использовались так называемые *Cheeto* — чипсы со вкусом сыра ярко-оранжевого цвета, любимые обоими видами. Их выкладывали у гнёзд ворон и сорок, анализируя, кто выиграет «соревнование» за лакомство, и как быстро. Считается, что сороки уступают воронам по интеллекту, однако они быстрее замечают и схватывают чипсы (в среднем на 20 с). Вороны более неофобны и дольше осторожничают, но, определив *Cheeto* как пищу, они их таскают ловчее. Гнездовые пары обоих видов быстро выучивают, что чипсы могут быть как у их собственного гнезда, так и у чужого, так что можно «брать своё» или «воровать». Вороны таскают чипсы от сорочьих гнёзд в 3 раза чаще, чем сороки от вороньих.

Тогда увеличили сложность опыта, заложив чипсы внутрь полой колоды: чтобы их взять, птицы тянули за верёвочку, т.е. сколько-то времени приложенные усилия были безрезультатны. Сороки и здесь меньше боялись задачи, смелее решали головоломку, и добывали свой чипс почти на минуту быстрее ворон. Дальше его помещали на равном расстоянии от гнёзд обоих видов, анализируя, кто быстрее схватит чипс. В отличие от выкладывания на нейтральную территорию, здесь оба вида одинаково быстро определяли его как лакомство. Однако потом вороны «использовали» поведение сорок как знак наличия корма, ждали, когда сорока спустится и возьмёт чипс, затем спугивали её и хватали сами. Такие сороки-жертвы клептопаразитизма со временем отказываются не только брать что-либо, но даже спускаться на землю [Esposito, 2015].

Возможно, вороны успешнее в воровстве, а сороки легче им уступают, поскольку меньше боятся нападения хищников на земле: спустившиеся сороки им «показали», что корм безопасен. Объяснение, что они «просто сильнее», менее вероятно: тогда они бы имели преимущество и на «ничейной территории». R.J. Esposito [2015] показывает, что сороки, гнездящиеся рядом с воронами, действительно, защищены от хищничества, но общий успех размножения не возрастает. Возможно, потому что «плата» от меньшего поступления корма вследствие клептопаразитизма сравнима с «выигрышем». В противоположность обычным адаптационистским объяснениям урбанизации, «городские» сороки не «конвертируют» большую смелость в прибавку ресурсов, а меньшая — не мешает воронам урбанизироваться в той же степени [Esposito, 2015].

Важнее всего, что здесь исследовали не интеллект: задачи простейшие, врановые решают и куда более сложные, скажем, протоорудийные [Обозова и др., 2013], либо на добывание приманки из трубки с ловушкой [Багоцкая и др., 2013]. Фактически изучали «сообразительность» — способность 1) использовать новую ситуацию и/или необычный объект в своих интересах, а не пугаться, и 2) быстро переключаться между разными ситуациями, возникающими в одном и том же пространстве-времени активности особи, но требующими противоположных реакций в зависимости от контекста, т. е. его быстрого различения. Это и отличает «городских» сорок и ворон. Другой важный вывод из этого и аналогичных исследований: в городских популяциях более смелые и «сообразительные» одновременно (=быстрее пользующиеся выгодным изменением в крайне гетерогенном окружении) выигрывают у «более умных» *per se*, и урбосреда развивает первое сильнее второго. Точней, интеллект прогрессирует вслед за смелостью с некоторым запозданием, так как только она создаёт предпосылки для его проявления и совершенствования в актах использования [Dukatez et al., 2020; Sol et al., 2020].

Это отмечено и в исследованиях других видов. Сравнение 7 пар «городских» и «сельских» популяций больших синиц в разных районах Европы показывает, что среди первых преобладает стратегия разрешения стресса (в этом исследовании — связанного с поимкой) активным действием. Удерживаемые в руках в течение 5 мин., они интенсивней вокализируют, больше вырываются и клюются. Напротив, вторые чаще «терпеливо переносят» поимку. Эти различия не зависят от местности или от возраста [Senar et al., 2017]. «Городские» особи везде отличаются от «сельских» или «лесных» конспецификов из региона не столько изменением «смелости», «интеллекта», других характеристик,

составляющих поведенческий синдром [Sih et al., 2004; Sih, de Guidice, 2012], сколько:

а) лучшим распознаванием ситуаций (при городской жизни их разнообразие выше, а качественных различий больше), и

б) большей переключаемостью поведения от одной к другой, вопреки крайней «дробности» подразделения пространства-времени существования «городских» птиц на «сегменты», соответствующие каждой из ситуаций. Это интересно сравнить с комбинаторикой вавилонских генов при сонаследовании как базой для ЗГР (глава 2.10). Поэтому в «городских» популяциях разных видов исчезает кювьеровская скоррелированность форм поведения, из которых исследователь составляет синдром (вне города она высоко значима). Каждую из них урбанизация всё больше меняет направленно, а все вместе они изменяются всё более «по-вавилонски», независимо друг от друга (глава 5).

У многих видов в начале урбанизации уровень кортикостерона растёт²¹⁸, что скорее способствует её успеху [Bonier, 2012; Sepp et al., 2018, table 2]. С другой стороны, сохранение повышенного уровня кортикостерона отнюдь не препятствует большей способности оценивать ситуацию, прогнозировать средовую динамику и другим когнитивным «достижениям» «городских» птиц, а скорей сопрягается с ними. У одомашненных видов, наоборот, то и другое связано отрицательно, и «достижения» возникают иначе. Отбор на доброжелательность к людям, волеру, вообще искусственному окружению блокирует запуск на них стресс-реакции, обычной для «диких» видов, снижает тревожность / агрессивность особей в ответ на новое, необычное в среде обитания, меняет отношение к нему на позитивное/добродушное вследствие понижения уровня глюкокортикоидов [Трут, 2007, 2008]. В этих условиях продлевается обучение молодых, что полней проявляет поведение, обычно подавленное восприятием всего связанного с людьми как опасности (включая исследование новых объектов и манипуляцию ими). Эти же изменения толкают использовать социальные «подсказки»: оба фактора увеличивают интеллект, оцениваемый решением проблемных задач [Nare

²¹⁸Сделанные обобщения насчёт изменений уровня кортикостерона имеют множество исключений, когда при успешной урбанизации он не меняется и/или межиндивидуальные различия превосходят разницу «городских» и «сельских» популяций (черногорный тауи *Pipilo aberti* [Fokidis et al., 2011]; кроличий сыч [Rebolo-Ifrán et al., 2015]; певчий воробей [Davies et al., 2017]). В других случаях он остался повышенным и с завершением урбанизации [Sepp et al., 2018, table 2]. Рост уровня кортикостерона в ответ на средовой стресс функционален: адаптирует к нему, интенсифицирует поведенческие изменения, позволяющие менять биологию вида в сторону устойчивости к конкретным повреждающим воздействиям, «поднимает» разнообразие вариаций и пр. Важно, чтобы «перебор» этих последних длился недолго, с закреплением вариантов, «выводящих» животных из-под действия стрессора [Suslov, 2013; Суслов, 2014].

et al., 2012; Хейр, Вудс, 2014]. У «городских» птиц отношение к новому и потенциально опасному вместо «доброжелательности» формируется «смелостью». Отнюдь не делаясь «добрей» и «доверчивей», они больше готовы к сближению с ним, ситуативней меняют поведение сообразно контексту и последствиям подобной активности. Возрастает и скорость сближения, особенно связанного с исследованием. Скажем, в «городских» популяциях больших синиц и черноголовых гаичек значимо преобладают так называемые «быстрые исследователи» особи (англ. *fast explorers*). Носители этого типа индивидуальности, будучи помещены в новое пространство, осматривают его интенсивней, но «поверхностней»: быстрее движутся, чаще перемещаются и возвращаются к уже осмотренному. Им противопоставляются птицы, обследующие медленней, но много тщательней (англ. *slow explorers*). Они доминируют в исходных популяциях. «Быстрые исследователи» смелей, агрессивней, но их поведение стереотипней, они более склонны к копированию кормовых методов других птиц. «Медленные», наоборот, осторожны и робки, однако инновативны, и в основном кормятся самостоятельно. Первые разрешают проблемные ситуации активным действием, вторые — пассивным переносом (проактивная vs реактивная тактики) [Sih et al., 2004; Thompson et al., 2018].

Большая интенсивность перемещений, в том числе энергозатратных, вроде полётов и перепархиваний, увеличение порывистости каждого из них и зигзагообразности общей траектории прямо связано с лучшей ресурсообеспеченностью в городах, резко расширившей возможность «активного бездельничанья». Как и другие черты индивидуальности, анализируемые в статье, эти наследственны: отбор по ним в 4-х поколениях больших синиц был успешен и усилил их альтернативность [Fidler et al., 2007; Riyahi et al., 2015, 2017; Vaugh et al., 2017]. Скорей всего, в урбосреде важны оба типа индивидуальности, но более выраженные, чем в исходных биотопах (отсюда отбор, проводимый урбанизацией). У больших синиц и черноголовых гаичек постепенно вырисовывается связь альтернатив «быстрого» vs «медленного» обследования с выбором между скоростью и точностью решения проблемных задач и задач на социальное обучение [Lefebvre, Aplin, 2017]. У первых преобладает скорость, у вторых точность, почему внутри города они «сортируются» между разными элементами урболандшафта [Sprau, Dingemanse et al., 2017]. Наследуемость обоих вариантов индивидуальности возрастает при освоении городов в том числе потому, что среди генов, отбираемых в этом процессе, важней всего «гены урбанизации» **SERT** и **DRD4**, оказывающиеся и «генами индивидуальности» (глава 2.5). Так урбанизация разрушает поведенческие синдромы, присутствовавшие в исходных популяциях: исчезновение

связей между качествами, их составляющими, позволяет каждому из них изменяться независимо от прочих при освоении городов.

В силу вышеописанного (вовсе не вследствие «более доброжелательного» отношения к людям и технике²¹⁹ по сравнению с исходными популяциями) у них сокращается средняя дистанция взлёта [Møller et al., 2012; Møller, 2014; Samia et al., 2017]. Даниилом Т. Блумштейном [Blumstein, 2014] показано, что долговременное обитание по соседству с человеком (т.е. в условиях регулярного беспокойства), а отнюдь не угрозы, следующие из встреч с людьми (вроде охоты), увеличивает способность «диких» видов дифференцировать первое и второе, одновременно меняя реакцию на них. Ответ на беспокойство быстро слабеет, вплоть до полного безразличия вследствие привыкания (англ. *habituation*); на действительную опасность, наоборот, реакция всё острее, то и другое меняется в целом пропорционально частоте и «тесноте» встреч с людьми. Воспроизведение криков хищников (воя шакалов) вместе с неопасными звуками (пение птиц) дикдикам Гюнтера *Madoqua guentheri*, воспринимающим опасность в первую очередь по звукам-предвестникам, показало их дифференциацию в зависимости от дистанции до человеческих поселений. Антилопы, обитавшие далее 500 м от них, одинаково настораживались и беспокоились, услышав оба звука, жившие ближе их легко различали и реагировали дифференцированно. Сходным образом только при постоянном обитании рядом с людьми чернохвостый олень *Odocoileus hemionus* различает тревожные крики сурков и пение зонотрихий, «включает» оборонительное поведение после первых и безразличен ко вторым [Casco, Blumstein, 2012, цит.по: Blumstein, 2014].

Дистанция взлёта 8 околородных видов птиц (солдатский чибис *Vanellus miles*, молуккский ибис *Threskiornis molucca*, белощёкая цапля *Egretta novaehollandiae*, крачка Бегра *Thalasseus bergii*, пёстрый кулик-сорока *Haematopus longirostris*, австралийский пеликан *Pelecanus conspicillatus*, австралийская чайка *Chroicocephalus novaehollandiae*, малый веретенник *Limosa lapponica*), оцененная на 6 разных пляжах Ботанического залива близ Сиднея, в целом варьировала обратно пропорционально их посещаемости людьми, т. е. общему беспокойству. Однако межвидовые различия в реактивности сохранялись, и пересечения линий на графиках мало; дисперсионный анализ показывает, что отклик изменением дистанции взлёта зависит от вида²²⁰ и конкретного пляжа, но

219Это — синантропность, вовсе необязательная при урбанизации (или для неё). См. подробней раздел 5.5.

220Более крупные виды раньше обнаруживают подходящих людей, беспокоятся и взлетают на большей дистанции. При прочих равных средняя масса тела — эффективный предиктор дистанции взлёта в меж- (но не внутри-) видовых сравнениях. Прочие факторы, возможно

не взаимодействия этих факторов [Blumstein, 2014, fig.4.1]. Посещаемость пляжа Санта-Моника в Калифорнии сильно разнилась по разные стороны от популярного причала: в одну сторону по побережью быстро падала, в другую была неизменно высока. Дистанция взлёта западных чаек *L.occidentalis* в первом случае была постоянна, во втором — росла пропорционально дистанции от причала. Сходным образом действовал забор, деливший территорию водно-болотных угодий южной Калифорнии на участки, доступные экотуристам и нет. Дистанция взлёта во втором случае была выше [Blumstein, 2014, fig.4.3].

Лучшая дифференциация беспокойства от реальной опасности при урбанизации, кроме прогресса привыкания, может вести и к противоположному — ещё большей чувствительности, так называемой сенсбилизации. Это зависит от величины «островов» видовых биотопов, созданных их «охватом» и «раздроблением» растущим городом. Обитателям «точечных» местообитаний «некуда отступить», и там доминирует привыкание, на «островах», достаточно протяжённых для изоляции от беспокойства в «ядерной» части (или хуже доступных для посетителей, когда птиц беспокоят только с краёв, по дорожкам) — сенсбилизация, хотя и здесь важны межвидовые различия [Blumstein, 2014]. Скажем, в окрестностях Лос-Анджелеса сохранившиеся участки водно-болотных угодий точечные, обитающие там виды показывают привыкание при росте посещаемости. Рядом, в горах Санта-Моника, 6 участков чаппарала были достаточно протяжёнными (разделены дорожками и пожарными проездами) и различались по посещаемости (2 с высокой и 4 с низкой). Из 14 местных видов птиц 10 не меняли дистанции взлёта с ростом посещаемости, у четырёх (американский чиж *Spinus tristis*, длиннохвостый крапивник Бьюика *Thryomanes bewickii*, темношапочная кустарниковая синица *Psaltiriparus minimus*, крапивниковая синица *Chamaea fasciata*) она даже выросла [Blumstein, 2014, fig.4.4]. Возможность «отступить» от беспокойства толкает к появлению ПЗА (рост осторожности, заблаговременно исключающий контакт со стрессором). Поддерживая психологический комфорт птиц здесь и сейчас, они в долговременной перспективе вредны (вид вытесняется из краевых зон каждого «острова», экологическая ёмкость его биотопов падает), особенно с учётом продолжающейся урбанизации, т.е. прогресса расчленения, трансформации и сокращения «островов». И наоборот, точечность биотопов толкает к приспособлению: росту безразличия к беспокойству, позволяющему существовать в ранее неблагоприятной

увеличивающие дистанцию взлёта — относительный размер глаз, размножение в более позднем возрасте (т.е. жизненная стратегия «более -К») и больший уровень базового метаболизма (*BMR*). Однако их эффект плохо воспроизводится, а объяснительная сила невелика: проценты общей дисперсии [Blumstein, 2014, fig.4.2].

среде, открывающему для вида новые территории, с ещё большим воздействием.

В Польше, Чехии, Италии и Франции у 44 видов птиц фиксировали дистанции взлёта в городских парках разной площади ($n=79$) vs на старых кладбищах ($n=90$). Все они подпускали наблюдателя ближе на кладбищах, чем в парках: это соотношение постоянно в разных странах. Дистанции взлёта ($n=2139$) везде прямо пропорциональны размеру «зелёного острова» и обратно — плотности посетителей и/или могил [Morelli et al., 2018]. Всё это подтверждает «принцип Ле Шателье» во взаимоотношениях «диких» видов с урболандшафтом, «наступающим» на их биотопы (раздел 4.4). Наблюдаемая скорость антропогенной трансформации местообитаний и ландшафта в целом «даёт» две возможности видам региональной авифауны:

1) стимулирует их к трансформации популяционной системы в сторону более лабильных паттернов отношений, обеспечивающих устойчивость жизни на всё более фрагментированных, менее стабильных и меньших по площади «островах» местообитаний, чем ранее, либо

2) толкает сокращать популяции, «попавшие» под изменения, отступать туда, где местообитания стабильней во времени и по конфигурации ближе к «матерiku». Иными словами, преобразование природных ландшафтов растущей агломерацией «давит» пропорциональным ему средовым стрессом, в ответ на что разные виды птиц изменяются так, что делаются нечувствительными к нему или уходят из-под воздействия. Первое — возвратная урбанизация, второе — «отступление» на периферию, в обоих случаях проблема снимается [Фридман и др., 2016].

Добавим, что непосредственные проявления тревоги и бегства (дистанции взлёта и настораживания, частоты осматриваний или сердечных сокращений и пр.) в городских популяциях будут в среднем уменьшены по вполне объективной причине. В каждом из используемых биотопов урбосреда «предлагает» избыток ресурсов, «делая» бюджет времени и энергии менее напряжённым, оставляя больше того и другого на исследование окружения, отделение опасностей от просто беспокойства. Он же позволяет раньше обнаружить и дольше проследивать опасности, а беспокоящие объекты — подпускать ближе и быстрее вырабатывать безразличие к ним, с лучшей дифференциацией данных категорий. Именно это мы видим в действительности [Tätte et al., 2019; Gotanda et al., 2020]. Так «городские» птицы выигрывают ещё и от сокращения времязатрат на осматривания и ложные взлёты, важного из-за большего беспокойства при проникновении вида в сильнее застроенные районы города. Другой «дополнительный» выигрыш: избыток ресурсов даёт больше времени для «активного бездельничанья» (оно же «скрытое»,

так как внешне напоминает агрессию, кормодобывание, спасение от опасности и т. д. виды активности, однако здесь и сейчас нефункциональные: это игра, «сброс» избытка энергии и пр.²²¹). Это разнообразит репертуар телодвижений и действий животного, способов манипуляции предметами, даёт новые «инструменты» исследования окружения и «сырьё» для поведенческих инноваций [Дольник, 1986, 1995, с.170-176; Мешкова, Фёдорович, 1996, приложение]. Разнообразие моторных актов и видов деятельности птиц — важнейший предиктор инновативности и успеха решения проблемных задач, равно необходимых в освоении урбосреды [Lefebvre, Aplin, 2017].

В противоположность domesticiрованным видам, когнитивные «достижения» городских птиц — «переключение» между альтернативными формами поведения сообразно контексту, использование новизны окружения (и, шире, других объектов и изменений в зоне досягаемости) в своих интересах, прогноз изменений урбосреды, — исключительно индивидуальны. Опираясь на них, они «следуют за средой» независимо друг от друга, особенно находясь в «подвижном резерве» популяции [Фридман, Ерёмкин, 2009; Sol et al., 2013, 2016, 2020; Dukatez et al., 2017]. Ряд «городских» инноваций распространяется через социальное обучение (англ. *cultural transmission*), от знаменитого прокалывания алюминиевых крышек молочных бутылок большими синицами и лазоревками²²² до выучивания опасных людей (см. данные по американской вороне [Cornell et al., 2012] и многоголосым пересмешникам *Mimus polyglottos* [Levrey et al., 2009]), решения проблемных задач вроде устранения преграды в доступе к корму или «сдвига» частоты и амплитуды песен, других вокализаций в сторону большей помехозащищённости. Птицы, быстрее обучающиеся «копировать» чужое поведение, также инновативней, быстрее решают

221Сравни с играющей черепахой-триониксом в главе 2.10

222Возникла впервые в Англии в 1921 г. (*Swaythling* близ Саутгемптона). В следующие 30 лет этот кормовой метод распространился по юго-востоку Англии, и появился в других местах: вокруг Белфаста, позже и на севере Англии [Fisher, Hinde, 1949, с.348-349], Позже он появляется в ряде других районов Великобритании и Европы (Швеция, Дания, Голландия), также поддерживаясь обучением. Так, с 1947-1948 гг. оба вида синиц регулярно открывали бутылки минимум в 21 местности южнее Зейдер-Зее. Дальше >10 видов птиц были замечены как за открыванием молочных бутылок, так и питьём из тех, которые не обязательно открыли сами. Среди них домовые воробьи, чёрные дрозды, зарянки, москвички *Parus ater*, певчие дрозды и лесные завирушки [Fisher, Hinde, 1949, таблица; Lefebvre, Aplin, 2017, fig.6.1]. В Скандинавии помимо синиц бутылки открывали сороки, чёрные дрозды, галки, большой пёстрый дятел (регулярное открывание бутылок с молоком в Копенгагене). В Сиэттле (США) молочные бутылки открывали голубые сойки *Cyanocitta cristata* [Hinde, Fisher, 1951; Fisher, Hinde, 1952]. В дальнейшем к ним добавились серые вороны и болотные гайчики *Parus palustris*; в эксперименте это начинали делать черноголовые гайчики, хотя не за счёт копирования «учителя» [Lefebvre, Aplin, 2017].

проблемные задачи [Lowry et al., 2013; Aplin et al., 2013, 2015; Sol et al., 2013, 2020; Lefebvre, Aplin, 2017]. Хотя городская жизнь регулярно «создаёт» проблемные ситуации, выбор разрешающего их поведения строго индивидуален: более «социальные» виды не отличаются меньшей дистанцией взлёта в урболандшафтах или большей — в исходных биотопах. Каждая птица сама выбирает, принять риск или спастись [Møller, 2009, 2014, сравни с: Фридман, 2016, с.80-85]. Они могут здесь подражать сородичам, другому виду, использовать информацию о происходящем из их специфических сигналов, однако не побуждают ни тех, ни других к совместному вниманию к проблеме или совместному действию по её разрешению. Поэтому они не гомологичны разрешению проблемных ситуаций у domestikцированных видов: собак, коз, лошадей и т. д., идущему через поиск «социальных подсказок».

Развивающее воздействие урбосреды усиливается обстоятельствами, формирующими «плюсы» урбанизации для «диких» видов. Кроме новых видов местообитаний и кормовых методов, это более мягкий климат, временами отсутствие обычных хищников и специализированных конкурентов [Rebolo-Ifrán et al., 2017; Møller, Diaz, 2018; Фридман, 2018; Liker, 2020]. Правда, те урбанизируются не хуже жертв, см. тетеревиатник и поедаемые им вяхири, дрозды, пустельги *Falco tinnunculus*, перепелятник, серая неясыть *Strix aluco* и воробьиные птицы. То же относится и к другим видам хищных птиц (от 1 до 10-15 видов в разных городах Европы, Северной Америки и Японии [Лыков, 2009, 2012; Фридман и др., 2016; Соорер et al., 2020]) и млекопитающих [Santini et al., 2019]. В городе к ним добавляются кошки, собаки, разорители гнёзд вроде крыс, белок, ворон, сорок, соек [Луговой, 2002; Мацюра, Зимароева, 2016]. Отсюда в зависимости от ситуации — конкретного города и региона с «его» спецификой урбанизации, способа размещения гнёзд, иногда вида птиц и пр. — риск гибели кладок или птенцов может расти или падать. См. данные по разорению искусственных гнёзд в г.Халапа — миллионнике, столице штата Веракрус, Мексика [Rivera-López, MacGregor-Fors, 2017], естественным и искусственным гнёздам [Vincze et al., 2017] и др. Правда, везде риск не сильно меняется относительно такового в исходных местообитаниях, а большая часть отхода гнёзд вызвана их размещением в «экологических ловушках» [Фридман, Ерёмкин, 2009, с.49, разд. III.2]: хищник лишь делает эту ошибку действительной.

В силу вышеописанного нельзя объяснять уменьшение дистанции взлёта «городских» птиц и другие изменения оборонительного поведения падением риска хищничества в городах [Møller, 2008, 2014; Møller et al., 2012]. Так часто считают, но это ошибка. Изъятие обычного хищника из природной среды обитания разных видов, от гуппи *Lebistes reticulatus* до песочников *Calidris bairdi* и лосей *Alces alces* вызывает у жертв одни и те

же микроэволюционные изменения, гомологичные росту доверчивости к человеку (прежней обычной опасности) у беляевских лис, норок и пр. Уменьшается настороженность, слабеет, затем исчезает реакция бегства и пр. Данные изменения необратимы; возвращение хищника после их завершения (реинтродукция волков *Canis lupus* и гризли *Ursus arctos* к лосям и оленям Йеллоустона) ведёт к катастрофической гибели животных. В природе²²³ это часто заканчивается вымиранием [Reznick et al., 2008]. Удаление хищника из среды обитания даёт «экономия» на оборонительном поведении, что перестраивает жизненный цикл. Увеличивается СОПЖ, растут сложность и экспрессия форм социальной (в том числе брачной) активности вместе с времязатратами на неё, при снижении скороспелости особей и их вклада в каждое отдельное размножение [Reznick et al., 2008]. Всё перечисленное присуще и доместики [Трут, 2007, 2008]. Поэтому изменения оборонительного поведения, отмеченные в городах, вызваны не снижением риска хищничества, но лучшей оценкой ситуации, более точным переключением между альтернативными формами активности, выбором «запускаемого» поведения, лучшим «направлением» его по цели (т. е. опять «развивающим» действием урбосреды). Так, метаанализ Samia et al. [2017] показывает уменьшение дистанции взлёта в «городских» популяциях сравнительно с исходными у 32 изученных видов; эти отличия возрастают на градиенте юг-север Европы (3900 км, 92 попарных сравнений между популяциями). Чем северней, тем сильнее сокращение дистанции взлёта, созданное урбанизацией вида. Однако пропорционально ему *растут* скорости бегства птиц от потенциальной опасности и дистанции настораживания. В исходных же популяциях эта зависимость не выявлена, притом что в обоих скорости бегства выше в более высоких широтах [Samia et al., 2017].

Как эти противоречивые сочетания реализованы в поведении, обсуждается ниже. Здесь можно сделать вывод о сугубом различии селективных давлений при урбанизации и доместики. В первом случае прежняя опасность «маскируется» многожды возрастающим беспокойством, и животные приспосабливаются прежде всего к нему, во втором — вырабатывается дружелюбное отношение к прежней опасности. Первое отчасти сходно с перестройкой жизненного цикла в сторону «более К-» в городских популяциях птиц [сравни: Reznick et al., 2008]. Как проверочный контроль к указанному различию логично рассмотреть дестабилизацию у насекомых и рептилий, куда менее «интеллектуальных», чем птицы и млекопитающие. Богатство механизмов генетической регуляции полифенизма у муравьёв — древнего облигатно

²²³и с гуппи в экспериментах автора статьи, см. «Экспериментальная эволюция гуппи...», *op.cit.*

эвсоциального филума — оказалось сравнимо с пчелами и осами, где эвсоциальность если и возникала, то многократно, независимо и одновременно [Suslov et al., 2019, 2020]. Дестабилизация семейной организации муравьёв идёт на фоне сохранения, а не дестабилизации эвсоциальности [Захаров, 2011]. Отсюда, смену генетики эвсоциальности логичнее объяснить через комбинаторику частично функционально перекрывающихся признаков в ГР Вавилова с сохранением функциональности их комплекса (рис.13), а не через переход стабилизация ↔ дестабилизация, чреватый её ослаблением.

Дестабилизация у черепах и лепидозавров наглядна в нарушении мозаики чешуй (лепидозавры), роговых, а при глубокой дестабилизации и костных элементов панциря или всего скелета (черепахи). Переход стабилизация ↔ дестабилизация в разных филумах черепах связан лишь с моментами смены экониш и адаптивных зон, он маркирует перестройку их синдрома автономизации от среды. Правда, это не автономизация гомеостата, но, как и он, она тоже синдромна: общий тренд эволюции черепах, подытоженный Л.И. Хозацким [1965] — смягчение любых форм борьбы за существование через сочетание совершенной пассивной защиты и экономного метаболизма. Здесь минимизированы как риск причинения прямого вреда в борьбе, так и вытеснения в конкуренции через эксплуатацию ресурсов, «неудачник» имеет ненулевой шанс на повторную попытку. Успешность этой стратегии доказывают гигантские формы не только на островах, но и в полночленных экосистемах континентов. Они успешно конкурировали в своей гильдии как с архозаврами, так и с млекопитающими, им угрожало лишь изменение климата и появление хищника-интеллектуала. Однако это стратегия архаичного универсала, никак не связанная с поведенческой гибкостью. Напротив, триониксов отличает интеллектуальный прогресс вплоть до игры, пусть и не коллективной. Игра сама по себе предполагает комбинаторику целей и поведенческих элементов в противовес их синдромности при реализации инстинктов [Мешкова, Федорович, 1996; Фридман, 2013]. Прогресс здесь отнюдь не связан с дестабилизацией²²⁴ и идёт на фоне снижения синдромной автономизации. Нами в литературе также не найдено какой-либо связи между дестабилизацией и поведением (включая игровое) у gekkonov *Gekkonidae*. Их интеллектуальный прогресс связывают с совершенствованием координации движений при освоении сложной трёхмерной среды²²⁵. И формирование прикрепительного

224С развитием кожного дыхания трионикс утратил роговые щитки панциря, но тем важнее адаптации его костной основы: их дестабилизация нарушила бы капиллярную сеть, а значит и эффективность этого дыхания.

225Некогда в «Эволюции и психике» А.Н. Северцов писал о «запасном уме» животных: значительная часть их способностей не проявляется при жизненной рутине, но

аппарата, и его утрата здесь лучше объяснимы ГР Вавилова с их функциональной комбинаторикой, нежели ГР Копа с их защитой от отбора части признаков в синдроме (рис.12). Новые элементы прикрепительного аппарата, появляясь в разном порядке в разных филогенетических ветвях группы, тем не менее, функционально перекрываются с прежними, чем усиливают их работу²²⁶ (рис.13); утрата элементов идет по принципу «ног кита» (глава 2.10), а не дестабилизации под «защитой» признака-экрана²²⁷. Упрощение среды при вторичной утрате элементов прикрепительного аппарата не ведёт к упрощению координации движений²²⁸.

обнаруживается при изменении условий, особенно на новые и необычные, т.е. верхняя планка интеллекта устанавливается с большим запасом, а сам он в значительной степени потенциален, см. «Запасной ум» и «избыточная социальность» животных: проблемы реконструкции», <http://www.socialcompas.com/2016/04/05/zapasnoj-um-i-izbytochnaya-sotsialnost-zhivotnyh-problemy-rekonstruktsii/>. Что было недавно показано для хрящепалых гекконов *Chondrodactylus turneri* в условиях невесомости. В обычных условиях игра у них не отмечена, а вот в невесомости они играют - футболат куски собственной линной шкурки, о чём авторы сняли фильм. Возможно, это проявилось потому, что гекконы могут прикрепляться к поверхностям, что сохраняется и в невесомости. У других рептилий флотация вызывает стресс, локомоция же гекконов остаётся нормальной, а вот шкурка «плывёт» рядом [Хватов и др., 2014].

Фактически это иллюстрация к основному вопросу философии, что материальное первично, а идеальное вторично: изменение материальных обстоятельств, в которых находится животное, даёт ему новые возможности действовать, благодаря чему проявляются способности, которые раньше отсутствовали вообще, а не просто были «невидимы». Характерно, что у людей, приспособленных в основном для двумерных перемещений, в космосе возникают реориентационные иллюзии, при которых трудно различить пол, стены и потолок помещения (и можно заблудиться в знакомом месте, оказавшись в нем непривычно ориентированным). Они весьма стойкие, и сохраняются у космонавтов, даже в продолжительных полётах. Геккону же достаточно увеличить частоту поисковых движений (делающихся независимыми от собственно локомоции) [Хватов и др., 2014].

226ГР Копа требуют расширения нормы реакции «под экраном» признака, который, несмотря на такое расширение, функционирует вполне по-прежнему, чего не выявлено. Не выявлен и неспециализированный предок Копа, формирование прикрепительного аппарата охватывало филумы разного уровня специализации. Здесь гекконы сходны с жабами, у которых синдром адаптаций к наземным биотопам также не связан с общим предком Копа, но зато сопровождает экспансию жаб по Южной Америке (где те появились), и на другие континенты. Дестабилизация же у амфибий прямо эндемизирует их в воде.

227В этом случае вместо чётких ГР наблюдалось бы их распыление в широкой норме реакции при редукции.

228Поведение таких бегающих гекконов не всегда изучено. Абберантно-специализированные безногие формы мы не рассматриваем. Хотя, как оказалось, даже такая кардинальная редукция не всегда означает упрощение координации или иную стереотипию движения, если сохранены возможность комбинаторики его элементов и способность к поправке на остановку. Скажем, коричневые бойги *Boiga irregularis* — мелкие древесные змеи, попавшие на о.Гуам благодаря американским военным между 1945 и 1952 гг., и опустошившие местную авифауну, «изобрели» новый способ взобраться по вертикальным металлическим столбам — лассо. Плотно охватывая опору, они оплетают хвостом середину туловища, а затем медленно карабкаются вверх. См. «Змея, съевшая остров», https://elementy.ru/kartinka_dnya/939/Zmeya_sevshaya_ostrov; «Зоологи описали новый способ

Следовательно, поведенческая сложность — это всегда комбинаторика, а не ограничение на неё у поведенческих признаков (или их синдромов — инстинктов) в зависимости от целей, поставленных организмом здесь и сейчас, самостоятельно или в рамках поправки на складывающуюся обстановку. Сами по себе ни дестабилизация, ни автономизация с усложнением поведения отнюдь не связаны. Напротив, оба данных процесса связаны с формированием и закреплением синдромов признаков, то есть с кювьерианским ограничением их комбинаторики. Впоследствии работа синдрома или расширяется на всё большее разнообразие обстановок (с редукцией тех признаков, что прежде там работали²²⁹), либо для всё большего числа признаков синдром «работает» как «экран», защищающий от отбора (и прежде всего для тех признаков, чью дестабилизацию он «тянет» по корреляциям²³⁰). Что и произошло через гормональные изменения с поведением млекопитающих в опытах школы Беляева²³¹.

передвижения змей», <https://nplus1.ru/news/2021/01/12/tree-snake-lassee>.

229Как это описано для гомеостаза при гомойотермии, что равно вытеснил и разнообразие ферментов по их рабочей температуре у эктотермов и разнообразие локально-обстановочных поведенческих стратегий у несовершенных эндотермов [Шварц, 1980; Шмальгаузен, 1983] (рис.13). Между тем, именно несовершенство термогомеостаза «заставило» тропическую по происхождению харзу *Martes flavivula* освоить стайную охоту в таёжных биотопах. Оно компенсируется успехом последней, давая возможность согреться мясом жертв. Точно также бакланы и змеешейки сложностью поведения при ловле рыбы компенсируют намокание, необходимость потери времени на сушку пера. Панцирь, прогрессивно эволюционируя как признак пассивной защиты черепах, забуферивает их несовершенный гомеостаз, беря на себя часть его функций.

230Тогда идеален будет синдром, ограниченно способный к экспансии на прочие признаки, «захвату» их корреляциями. Возможно поэтому формирование двигательного и челюстно-зубного аппарата сыграло в эволюции тетрапод большую роль, чем совершенство гомеостаза и всегда ему предшествовало. Скажем, лисица с её несовершенным гомеостазом охватывает ареал корсака, заходит в ареал песка и обитает там, где нет этих двух форм (наиболее автономизированных соответственно по водному обмену и по терморегуляции) [Шварц, 1990]. У растений эта тенденция ещё ярче: совершенный гомеостаз у них это всегда крайняя и узкая специализация [Гамалей, 2012].

231И не произошло с поведением насекомых в опытах Г.Х. Шапошникова [1966], В.А. Струнникова и Л.В. Струнниковой [2003]: коррелятивно «потянуть» норму реакции признака при складывании нового синдрома тем легче, чем меньше был признак засиндромлен до этого. «Жёсткость» инстинктивного поведения насекомых, «слепота» и «автоматизм» срабатывания их инстинктов на порядок выше такового у млекопитающих. Изменение флуктуирующей асимметрии морфологических признаков насекомых многожды описывалось вне всякой связи с изменениями поведения.

3.2. «Синдром одомашнивания»: бонобо выпадает из ряда

Все одомашненные виды *начинают* решение проблемных задач с вовлечения «значимых других», рождающего «подсказки» [Хейр, Вудс, 2014, с.46-62, 141-150]. В отличие от диких предков, попав в проблемную ситуацию, все они активно ищут «подсказок», и решают задачу на их основе совместно. Благодаря им собаки, козы, лошади и пр. в решении проблемных задач превосходят оба вида шимпанзе [Трут, 2007, 2008]: это так называемая «кооперативность познания». См. связанные между собой различия домашних животных и их диких сородичей по морфологии, физиологии, поведению в *таблице 1*.

Таблица 1

Разносторонние проявления доместикационного синдрома в парах «предок — доместичированный потомок»

	Бонобо — обыкновенный шимпанзе	Домашняя собака — волк	Экспериментальные лисицы Беляева — контроль	Домашние морские свинки — дикие
Агрессия	Снижение интенсивности внутри- и межгрупповой агрессии у бонобо	Снижение интенсивности внутри- и межгрупповой агрессии у собак	Первые, но не вторые неагрессивны к людям	Первые, как и лабораторные крысы и мыши, гораздо менее агрессивны к сородичам
Физиология	Бонобо уязвимей к стрессу, особенно в конкурентной ситуации, поведение совладания при стрессе у них более пассивное, самки бонобо характеризуются скрытой овуляцией и рецептивны большую часть цикла	Собаки ослабляют действие стресса, взаимодействуя с людьми; множественные периоды половой рецептивности у самок собак, но не волков.	Повышенный уровень базального серотонина и сниженный — кортикостероидов в у первых в сравнении со вторыми, у них же — множественные периоды сексуальной рецептивности,	Домашние свинки приобретают пегости, объем черепа у них уменьшен, Воздействие стресса на первых в сравнении со вторыми ослаблено в присутствии конспецификов, взаимодействии с ними и при исследовательской активности.
Морфология	Общая ювенализация, тимус работает даже у взрослых особей. Объем мозговой коробки	Собаки в сравнении с волком обладают уменьшенными мозговой коробкой,	Снижение полового диморфизма, в том числе по развитию хищных зубов,	У домашних свинок — уменьшенный объем черепной коробки, пегости

	уменьшен, ниже половой диморфизм по клыкам, депигментация губ и хвоста (но не пегости).	половым диморфизмом по клыкам, появляются пегости и вислоухость.	пегости, феминизация черепа.	
Просоциальное поведение	Во взрослом состоянии больше играют, большую роль в социальных отношениях занимает секс, а не агрессия, сравнительно с обычновенным шимпанзе. Они добровольно делятся пищей и терпимы к присутствию других при еде	Первые проявляют больше игрового и социосексуального поведения в зрелом возрасте, их больше привлекают люди, чем конспецифики	Первые в зрелом возрасте больше заинтересованы в привлечении людей и взаимодействии с ними	Домашние свинки более склонны играть и демонстрируют больше полового поведения; лабораторные грызуны более спокойны при взятии в руки.
Задержка развития (ювенализация)	Задержанное развитие социального поведения и познания относительно шимпанзе (ювенализация). Бонобо более зависимы от матери, чем шимпанзе; медленнее развивают социальные навыки в задачах, связанных с добычей пищи и конкуренцией за кормление.	Задержана выдача взрослой тревожно-оборонительной реакции у собак; во взрослом возрасте сохраняются ювенильная реакция страха и средства коммуникации характерные для щенков	У первых задержана выдача взрослой реакции страха; щенячьи средства коммуникации сохраняются и у взрослых	Меньшая агрессивность экспериментальных грызунов — следствие задержки развития. Взрослые сохраняют ювенильный коммуникативный репертуар
Когнитивные способности	Бонобо чувствительней к «социальным подсказкам» людей и лучше справляются с задачами, требующими социальной	Собаки чувствительней к «социальным подсказкам» людей	Одомашненные лисы чувствительней к «социальным подсказкам» людей	Домашние свинки лучше диких справляются с тестом на пространственное воображение

	<i>терпимости</i>			
--	-------------------	--	--	--

По: Hare et al. [2012, table.1].

Примечания. У самцов бонобо в конкурентной ситуации (во всех или как минимум в большинстве) повышается уровень кортизола, т.е. конкуренция их стрессирована, им плохо. У обыкновенного шимпанзе наоборот, растёт уровень тестостерона, т.е. у них кураж, увеличивающий силы. Люди реагируют как бонобо, за исключением ситуаций, когда конкурентный мотив осознаётся как «лично значимый», до конкуренции есть сильное желание победить — тогда реакция сходна с шимпанзе [Wobber et al., 2010a]. Так действует социальное влияние: наши собственные представления и желания не возникают «внутри» (из нашей «природы»), но раньше, чем мы их станем испытывать, «загружаются» в наше сознание ответами других людей на нашу активность, после чего «взрачиваются» ими же — уже вместе с нашим собственным выбором.

Известный исследователь доместикационного синдрома Брайан Хейр пробует доказать его наличие также у бонобо *Pan paniscus*, отстаивая идею «самодоместикации» данного вида, отчасти как пример и образец объяснения происхождения *Homo sapiens*. Увы, он ошибается: пара «бонобо — обыкновенный шимпанзе» в табл.1 совершенно лишняя. Её не включишь туда без насилия над фактами, причём легко обнаруживаемого [Hare et al., 2012]²³². Авторы приводимой статьи доказывают, что отличия обыкновенного *P.troglodytes* и карликового шимпанзе того же рода, что домашней собаки от волка, домашней морской свинки — от дикой, лабораторных крыс и мышей — от пасюков и «диких» *Mus musculus* / *M.domesticus*, беляевских, доброжелательных к нам лис — от диких родичей. Это справедливо в отношении всех признаков табл.1, кроме выделенного полужирным курсивом: восприятия «социальных подсказок» со стороны людей и сородичей при решении когнитивных задач. Оба вида шимпанзе равно не обращают на них внимания, не ищут их и т. д. (будучи поумнее собак и коров). Авторы утверждают обратное, однако работы, на которые они ссылаются [Herrmann et al., 2010; Hare, Kwetuenda, 2010; Wobber et al., 2010b] совсем о другом: большей социальной связанности и социальной зависимости бонобо во всех контекстах взаимодействий. Если обыкновенные шимпанзе «бескорыстно» (вне контекста доминирования или возможности спаривания) делятся пищей с друзьями внутри «своей» группы, то бонобо — также с чужаками и с членами других групп [Fruth, Hohmann, 2018].

В решении же когнитивных задач оба вида равно нечувствительны к «подсказкам» и мало способны к совместному действию. Главное, что в понимании и использовании коммуникативных жестов бонобо не превосходит обыкновенного шимпанзе в той же степени, в какой собака — волка или другие одомашненные виды — диких сородичей [Herrmann et al., 2010, table 1; Hobaiter, Byrne, 2014; Graham et al., 2018]. Новые данные

²³²Подробнее см. «Самодоместикация — модель, которая не везде работает», <http://www.socialcompas.com/2020/06/30/samodomestikatsiya-model-kotoraya-ne-vezde-rabotaet/>

по использованию орудий и хищничеству бонобо вообще ликвидировали различия между обоими видами [Fruth, Hohmann, 2018]: показана неверность утверждений, что *P. paniscus* лучше решает задачи, относящиеся к «теории сознания» и причинности в социальных взаимодействиях, а *P. troglodytes* — к причинности в физическом мире и в инструментальной деятельности. У обоих шимпанзе миры социальных связей и физических явлений не отделены друг от друга, они равно умеют строить планы и достигать результатов в том и другом, используя орудия или манипуляцию поведением других особей, но «своим умом», без «подсказок» извне [Хейр, Вудс, 2014; Федорович, 2015]. По этой причине неверны представления, что отличия бонобо от обыкновенного шимпанзе созданы domestikацией, только с приставкой «само-» (в противоположность другим парам табл.1). Другой важный момент: бонобо архаичней *Pan troglodytes* по морфологии, особенностям онтогенеза, «конструкции» социальной системы. Первый ближе к общему предку рода *Pan* и «ветви», ведущей к австралопитекам с людьми, второй вид продвинутой и моложе [Трут, 2008; Diogo et al., 2018; Fruth, Hohmann, 2018]. Но во всех прочих парах в таблице доместичированный вид — потомок «дикого», не наоборот!

Рассмотрим аргумент «от филогенеза» подробнее. Современные и особенно палеонтологические данные говорят, что все африканские антропоиды сем. *Pongidae* — эндемики. Число их ископаемых находок исчезающее мало как по сравнению с гоминоидами²³³ (даже более примитивными, чем *Homo erectus*), так и с общими предками линий «к человеку» и «к современным понгидам» — дриопитеками *Dryopithecus spp.* [Grehan, Schwarz, 2009]. Единственный антропоид, хоть как-то сравнимый с ними по числу находок и по экологическому разнообразию их местонахождений — орангутан. Он же наиболее архаичный, наименее скелетно засиндромленный²³⁴ и самый эврибионтный из ныне

233Учитывая систематичность, с какой раскопки охватывают территорию Африки, выявляя гоминоидов от Эфиопии до озера Чад и крайнего юга континента, это важный показатель. Показательно, что африканские виды антропоидов те же раскопки не выявляют.

234Зубы по-своему засиндромлены как у африканских видов антропоидов, так и у орангов, исключая участие последних в линии «к человеку». Однако у первых к ним добавлены признаки, связанные с хождением на костяшках пальцев, чего нет ни у дриопитеков, ни у предков людей, ни у орангутана. Оранги и генетически ближе всего к общему предку филетических линий «к людям» и «к шимпанзе», так как в собственной линии эволюционировали много медленней, чем в двух названных, см. <https://antropogenez.ru/single-news/article/56/>

Прямохождение у приматов связывают с отбором на выносливость при дальних переходах (признак выгоден экспансионисту, а не эндемику), квадрупедия же выгодна на малых дистанциях и при быстром, но поневоле кратком аллуре. Шимпанзе легко переходит на бипедализм в эксперименте, но в природе систематический бипедализм выявлен только при травме рук, <https://en.wikipedia.org/wiki/Bipedalism#Primates>.

здравствующих антропоидов. В сравнении с ними он же самый лабильный по социальной структуре (может жить в одиночку, сохранять парные отношения и даже формировать группы), а биотопически — самый непоседливый бродяга [Delgado, an Schaik, 2010; Krützen et al., 2011]. Он же приспосабливается к антропогенным нарушениям лесного покрова вырубками и плантациями масличной пальмы (если они невелики), мирится с травянистыми пространствами [Spehar et al., 2018]. Можно сказать, что оранги настолько близки к линии австралопитеки → люди по «естественной истории» (включая ряд важных моментов генетики), насколько далеки по “родословному дереву” [Grehan, Schwartz, 2009]. Разделение двух видов шимпанзе было запущено изменением русла Конго, тогда как для дифференциации разных форм орангов²³⁵ понадобились морские проливы, созданные общей трансгрессией и катастрофами типа взрыва Кракатау.

С другой стороны, оранг ближе всего к общему предку антропоидов и гоминоидов, будучи одновременно неожиданно близок к человеку, но не к африканским антропоидам по организации проксимальных промоторов генов, экспрессируемых в мозгу (высокая пластичность регуляции, больше открытых промоторов). Как уже говорилось, **DRD4** нет среди генов с высокой дифференциальной экспрессией между человеком и шимпанзе [Babbitt et al., 2010; Marchetto et al., 2019; Staes et al., 2021]. Зато **DRD4** африканских антропоидов несёт общую делецию в первом (консервативном) повторе экзона 3; поэтому у человека и орангов *Pongo*

Для оранга нормальный, хотя и не доминирующий способ передвижения — на двух ногах по толстым ветвям, придерживаясь руками для равновесия за другие ветви. Это такой же локально-обстановочный способ перемещения, как брахиация. По земле оранг может двигаться квадрупедально, опираясь как на ладони, так на костяшки согнутых пальцев. У орангов есть орудийная деятельность, обучение ей подражанием, а в манипуляции длинномерными орудиями они даже превосходят шимпанзе. См. «Трудовая древесная кисть седибы», <https://antropogenez.ru/single-news/article/889/>; «Орангутан — хороший охотник?», <https://antropogenez.ru/single-news/article/167/> Они также изготавливают крючки и пользуются ими (и разгибают при необходимости достать еду из труб разной формы), а также используют орудие или нет лишь когда первое приносит выгоду, см. <https://nplus1.ru/news/2018/11/10/orangutans-bending-hooks>; <https://nplus1.ru/news/2019/02/15/clever-tools-use>

Важный момент: такое орудие может быть потенциально опасно для себя, а, следовательно, стать оружием. Что-то подобное у приматов пока выявлено лишь у орангов и чернополосых капуцинов *Sapajus libidinosus*, <http://www.socialcompas.com/2020/07/10/ispolzovanie-orudij-i-ego-kulturnaya-peredacha/> Оружия же не отмечено вовсе: даже так называемые «охотничьи копья шимпанзе» всего лишь короткие шупы; против жертвы, способной дать маломальский отпор, все приматы (кроме человека) пускают в ход зубы и руки, против агрессора в лучшем случае неприцельно бросают предметы в его сторону.

²³⁵Аллопатричные калимантанский, суматранский и тапанульский орангутаны, <https://en.wikipedia.org/wiki/Orangutan>. Они меньше различны морфологически, чем виды шимпанзе, как бы ни оценивали их систематики.

spp. он ближе к общему предку человекообразных [Livak et al., 1995]. Широкое распространение ископаемых находок орангов на континенте говорит, что они, как минимум, пересекали открытые ландшафты между лесами. Данное поведение реконструируется и для австралопитеков, иначе не объяснить их широкое расселение по Африке. Африканские антропоиды в лучшем случае обитатели опушки, ночующие в лесу. Реконструкция же ардипитека даёт примата менее древесного облика, чем шимпанзе, но вполне выводимого из дриопитеков, давших адаптивную радиацию в различные ландшафты. У человека надёжно установлена связь между склонностью к миграциям, в том числе хозяйственным, и полиморфизмом в экзоне 3 **DRD4** [Gören, 2016]: благодаря им человек снова и снова «вводит себя» в новую и непривычную среду, часто — более или менее экстремальную, как «дикие» виды позвоночных в ходе урбанизации. Реконструкция истории полиморфизмов в экзоне 3 даёт следующую картину [Wang et al., 2004]: предковый аллель **4R**, **7R** возникает из него в субпопуляции, чьи потомки покинут Африку, **2R** — результат рекомбинации **4R/7R** гетерозиготы, возможно, параллельной в разных обществах [Reist et al., 2007].

Вышеописанные затруднения легко разрешимы предположением, что общий предок человека и африканских антропоидов долгое время существовал как вавилонский вид-система из эврибионтных лесо-саванновых и стенобионтных лесных популяций, разделённых по градиентам риска и мозаичности биотопов, но время от времени скрещивающихся [Patterson et al., 2006]. Эврибионты, приспособившиеся к мозаике лесных фрагментов, потом и к открытым травянистым ландшафтам с отдельными куртинами деревьев и кустарников, сохранили и предковый вариант повтора. В открытом ландшафте, как в городе, надо уметь нормально жить на фоне раздражителей, издали дифференцируя их на опасные и неопасные, пусть и беспокоящие. Последних, конечно, в саванне меньше, чем в городе, но и убежищ там меньше²³⁶. Стенобионты, всё более и более отступавшие вглубь лесов по мере их фрагментации из-за иссушения климата [Bonnefille, 2010], получили делецию, затем восстановили в собственной популяции длинные и короткие аллели **DRD4**, затем отделили новый вид — гориллу, а при окончательной дивергенции с лесо-саванновыми популяциями дали шимпанзе²³⁷.

²³⁶Это сходство травянистых биомов и города (в остальном ландшафтов совершенно не схожих) в отношении требований, предъявляемых средой к заселяющим их позвоночным — пример ГР похожести, выявленных Вавиловым [Vavilov, 1922] и забытых на 100 лет (глава 2.10).

²³⁷Сценарий мог бы показаться надуманно-экзотическим, если бы не хорошее согласование с эволюцией проксимальных промоторов всех генов, экспрессируемых в мозге: у человека и орангутана характер регуляции совокупности таких промоторов ближе к общему предку гоминид, чем у африканских антропоидов. Проксимальные промоторы — район TATA-

Дальнейшая дивергенция афроантропидов, равно как и дивергенции в линии австралопитеки → люди связана с морфо- и цитологической дифференциацией: ни **DRD4**, ни **SERT** не имеют на них выхода, в чем может быть ещё одна причина, почему эволюция по этим генам не выходит за рамки микроэволюции. Другой важный момент антропогенеза: в своей эволюции человек испытал значительное увеличение мозга, отличающегося от такового антропидов не столько самими генами, сколько их регуляцией. Её пластичность в линии «к человеку» растёт, «к шимпанзе» — уменьшается: функционирование мозга человека меньше зависит от генов и сильнее меняется под влиянием среды, в том числе дольше сохраняет «детский» период высокой пластичности²³⁸ [Gunbin et al., 2018].

Всё вместе это реконструирует следующую картину: сперва существует вавилонский центр разнообразия дриопитеков вокруг Средиземного моря (если частично не на его дне), порождающий как резидентные, так и мигрирующие формы с ГР между ними. Дальше мигранты оттуда (в том числе в Азию и вглубь Африки) формируют в последней вторичный центр, где окончательно дивергируют гоминоиды и африканские антропиды. Вторые дали резидентные формы, первые развили общепредковый биотопически непоседливый образ жизни, заселяя обстановки, где лесные стадии чередовались с саванновыми, т. е. самые фрагментированные и нестабильные участки исходных ландшафтов. Позже, когда климат стал засушливым, африканские антропиды окончательно отступили в тропические леса (отсюда редкость

боксов — санкционируют, то есть непосредственно запускают экспрессию гена. Поэтому их последовательность определяет различные показатели нормы реакции экспрессии гена: размах колебаний её уровня, размах индуцибельности экспрессии, вероятность «течи» (экспрессии зарепрессированного гена) и др. Какое бы ни было значение уровня экспрессии гена и какими регуляторными районами генома оно не было бы установлено, без санкции на экспрессию — сборки холофермента РНК-полимеразы на проксимальном промоторе — данный ген не экспрессируется, т.е. отбор его «не видит». И, наоборот, чем шире норма реакции экспрессии гена, тем больше у него возможностей комбинировать свою экспрессию с экспрессией других генов, то есть попадать под отбор в разных обстановках. В теоретическом плане существенно, что данная ситуация равно оказывается вне обоих майнстримных эволюционных теорий, СТЭ и ЭТЭ: первая вообще не рассматривает норму реакции, вторая видит в ней свойство не гена, а организма, хотя, игнорируя его способность к выбору поведения в проблемной ситуации / стрессирующей среде *de facto* приравнивает организм к онтогенезу. В природе возможна реализация всех 4 вариантов: узкая норма реакции и гена, и организма (вариант СТЭ); узкая норма реакции гена, широкая — организма (вариант ЭТЭ); широкая норма реакции обоих; широкая норма реакции гена, но не организма. Теорию для них предстоит создать: она должна «выходить» на ЭТЭ и СТЭ, не являясь ими (чтобы они оказывались её частными случаями). Чему удовлетворяет эволюционный синтез Вавилова (глава 2.10, **рис.13**).

238См. «Человеческий мозг меняется сильнее, чем обезьяний», см.

<http://www.socialcompas.com/2016/02/27/chelovecheskij-mozg-menyetsya-silnee-chem-obezyanij/>

находок). Гоминоиды же расселились «вверх» по градиенту смены леса саванной, породив множество параллельных ветвей, «обеспечивших» много находок при широкой географии. Выживали они за счет комбинаторики поведенческого разнообразия сперва между ветвями, а потом и внутри отдельных, самых эврибионтных ветвей. Поэтому анатомически гоминоиды ближе всего к шимпанзе, но экологически сперва дают параллель другой миграционно активной и одновременно самой архаичной понгидной ветви, а затем многократно превосходят её в адаптациях к дальним миграциям (доминирование прямохождения) и разнообразию поведенческих стратегий.

Наконец, размер мозга при одомашнивании уменьшается: миниатюризация возможна благодаря «кооперативности познания» и роли «социальных подсказок» в решении проблемных задач²³⁹ [Hare et al., 2012, tabl.1; Дугаткин, Трут, 2019]. Отсюда сомнения в применимости концепции «самоодомашнивания» к антропогенезу: в филогенетической линии, ведущей к *Homo sapiens* «напрямую», через гейдельбергского человека *Homo heidelbergensis* (без учёта «боковой ветви» к неандертальцу *H.neanderthalensis* с денисовцем *H.denisovan*) размер мозга, средний и относительный, возрастает, и лишь с раннего верхнего палеолита (27-25 тыс.лет назад) уменьшается²⁴⁰. Сомнительно её применение и к бонобо: его мозг относительно шимпанзе не уменьшен. Однако существенный довод «за»: сравнение геномов человека разумного, неандертальца и денисовца показывает, что только у первого шёл интенсивный отбор по генам, связанным с миграцией клеток нервного гребня — стержневого процесса в доместикации, и сильно влияющего на формирование лица [Theofanopoulou et al., 2017]. Поэтому если самодоместикация и шла, то не на начальном этапе антропогенеза (дивергенция афроантропоидной и гоминоидной линий), а на самом финальном (отделение *Homo sapiens* от сестринских видов). В таком случае отдельные элементы самодоместикации бонобо — параллелизм эндемичной линии, диахронный к человеку разумному. В обоих случаях признаки «одомашненности» так и не «сложились» в синдром: с точки зрения «самодоместикации» его отсутствие необъяснимо. Синдром проявлений доместикации образуется быстро и «бьёт» по размножению, как и облигатное прямохождение (однако от него не отказывается ни одна линия гоминоидов, хотя все они и без того виды малоплодные). Прямохождение ставит наш вид перед выбором «синдром доместикации

239Включая, безусловно, наш собственный вид, см. «Затопит ли нас «глобальное поглупение?», особенно раздел 5 и табл.2, <http://www.socialcompas.com/2017/06/27/zatopit-li-nas-globalnoe-poglupenie/#i-5>

240См. С. Дробышевский. Об изменениях объёма мозга гоминид// Антропогенез.ру. <https://antropogenez.ru/zveno-single/155/>

или хозяйственно важный признак», постоянно сопровождающим одомашнивание животных. И тогда люди раз за разом выбирали второе, заменяя domestикацию²⁴¹ отловом и приручением, полувольным содержанием, а то и просто периодическим отловом без приручения (альпак и лошадей стригли и отпускали, как делают и сейчас, разводя оленей на панты, а страусов на перья). Однако как совместить подобные практики (синдрома так и не уничтожившие, «звёздочка» на лбу обычна у лошадей, с вислухостью собак борются жесткой выбраковкой и/или купируя уши) с самодоместикацией далеко не многочисленного, но зато широко расселявшегося человечества хотя бы на заре становления *H.sapiens*?

Итак, автономизации от среды нет в обоих рассмотренных случаях: шимпанзе и горилла «попались» в ловушку эндемизма, а в линии к человеку, наоборот, шло освоение нестабильной высокогетерогенной среды²⁴². Напротив, при адаптации к экстремальной среде организм всё теснее и теснее взаимодействует с ней, либо 1) используя всё её разнообразие для выживания сперва в ней, а затем и в других средах, как у триониксов, гоминоидной линии, при урбанизации «диких» видов, вообще в эволюционном синтезе Н.И.Вавилова, либо 2) специализируясь по господствующему элементу разнообразия, приспосабливаясь к нему (эндемизируясь по нему) и осваивая другие среды за счёт него, вдоль вектора его изменений²⁴³ (это и путают с автономизацией, **рис.13**). В вавиловском случае идёт рассиндромливание признаков, их

241Единственным исключением здесь стали как раз породы пушных зверей, где отбор зафиксировал одно из следствий синдрома дестабилизации [Трапезов, 2007, 2014]. Появление высокопродуктивных и одновременно дестабилизированных пород свиней, кроликов, кур, а ранее по военно-рабочей необходимости и лошадей (где негативные эффекты domestикации преодолевали отбором при интенсивной тренировке, а то и просто ковкой) — результат не просто domestикации, а развитого сельского хозяйства промышленного, а не крестьянского типа (или хотя бы массового, как у кочевников с их облигатной опорой на оседлые общины). Только они могли позволить себе затраты на содержание нежной, но высокопродуктивной элиты и на её гибридизацию с местными устойчивыми, но низкопродуктивными породами, значение которых признавал и сам Д.К. Беляев, организуя питомник в Черге. Но ведь это *de facto* воспроизведение ВЦ.

242Реальная автономизация идёт по двум исключаяющим векторам: либо к архаическому универсалу, либо к разумному существу, у которого происходит окончательная элементаризация поведения — в нём исчезают инстинкты, а само выживание и тем более взаимодействия особей, воспроизводящие структуру социума, полностью базируется на обучении и самообучении. См. «Эволюция человека: прошлое и наши дни», https://vk.com/vfriedmann?w=wall-130311697_1224 Определить автономизацию можно лишь по В.А. Красилову — как снижение вероятности гибели при внезапном или филогенетически незнакомом изменении среды обитания.

243Пока он сохраняет своё господствующее положение — сам по себе, либо организуя кондиционирование среды по В.Н. Беклемищеву. В обоих случаях адаптация сводится к пассивному или активному вписыванию себя в среду, будущее предзадано прошлым (глава 2.10). Нарушить это может лишь случай, как в неживом или у вирусов.

элементаризация²⁴⁴, место постоянных синдромов здесь заступает локально-обстановочная комбинаторика признаков (единство эволюции и происхождения в родстве, по словам Вавилова [1935a]. А как ещё сказать?). В случае Шмальгаузена-Беляева идёт лишь замена одного синдрома другим. Отсюда отдельные сходства урбанизации и доместикиции, не более²⁴⁵: продлённый период обучения, меняющий поведение так, как описано выше, рост уровня базального метаболизма и эффективности усвоения пищи, интенсификация размножения в сторону «более К-»²⁴⁶.

Виды с большим репродуктивным усилием (одно из отличий так называемых видов-выскачков и характеристик более лабильной стратегии) легче осваивают города сравнительно с близкими формами [Møller, Díaz, 2018], однако по мере успешного освоения их популяционные системы меняются в сторону «более -К». Все эти сходства сугубо внешние, скрывающие за собой качественно различные направления микроэволюции — как и отдельные сходства между урбанизацией и доместикацией в поведенческих и гормональных изменениях.

244Возможно поэтому эволюция по генам, ассоциированным с миграцией клеток нервного гребня не вызвала синдромы, о которых пишет Уилкинс [2017]. Элементаризацию отличает от атомизации отсутствие глобально значимого первоэлемента (а значит гомологической разницы и чего-либо подобного Закону кратных отношений Дальтона в ГР). Что будет элементом, вокруг которого образуется комплекс признаков, определится локально-обстановочно.

245Более того, оба случая — элементаризация и «автономизация» (сохраним термин, помня о его ограниченном значении) могут пересекаться, между ними нет отношения дополнительности, как его понимают для неживого. Что и объясняет позицию Вавилова, лишь прекратившего разработку своих отсылок к теориям атомизма в двух первых редакциях ЗГР (глава 2.10).

246В этом плане надо рассматривать и использование социальных «подсказок», равно развившееся у домашних животных и в линии к человеку. Надо сравнить, в каких условиях они используются, включая роли «подсказок» во взаимодействиях доместикантов между собой и при взаимодействии с человеком. У человека использование социальных «подсказок», совместное внимание, в пределе и совместное думанье — замена отсутствующих инстинктов, у домашних животных всего лишь ещё один синдром, пусть и вышедший за рамки собственной индивидуальности (что не редкость, вспомним цветы и их опылителей), но «добавленный» к инстинктам. А значит, способный временно ими вытесняться, что неоднократно описано в практике животноводства: в определённые моменты к животным «лучше не подходить — убьют».

Глава 4

Преобразования жизненной стратегии вида при урбанизации

Резюме

Обсуждаются изменения жизненной стратегии при урбанизации. Стратегия новообразованной городской популяции в г-К-континууме сдвигается в сторону «более К-» за счёт комплекса изменений, взаимно обуславливающих и усиливающих друг друга: 1) Рост популяции преимущественно за счёт удлинения СОПЖ, при сокращении размножаемости особей. Этим демография городских популяций сходна с таковой *Homo sapiens*; 2) Примат будущего размножения в лучших условиях, с направленным перемещением для их поиска «вслед» за динамикой урбосреды, сравнительно с максимумом репродуктивного усилия «здесь и сейчас»; 3) Большая «дробность» репродуктивного потенциала «городских» особей, делящегося на больше попыток размножения сравнительно с исходной консервативной популяцией, при большей «подвижности» и контекстуальности каждой попытки. Одомашненные виды, разными способами решив проблемы репродуктивной сферы при формировании синдрома domestикации, ведут себя противоположно, сдвигают стратегию к «г-полюсу» континуума.

При урбанизации «диких» видов мозг увеличивается, как и в других вариантах экстремальной и/или нестабильной среды обитания. Когнитивный прогресс достигается каждой «городской» особью самостоятельно, за счёт «развивающего» воздействия урбосреды, в оценивании и прогнозе её динамики по сигналам-предвестникам. При domestикации наоборот: мозг уменьшается, когнитивный прогресс в новой среде обитания достигнут за счёт «кооперативности мышления», социальных «подсказок» людей и сородичей.

Глава посвящена изменениям жизненной стратегии при урбанизации, реконструируемым по данным о «городских» популяциях «диких» видов птиц (отчасти млекопитающих) сравнительно с исходными, консервативными. Обосновывается, почему эти выводы приложимы к всем динамическим популяциям, даже в иных «рукотворных ландшафтах». Далее обсуждается, можно ли их объяснить на основе изменений, связанных с одомашниванием млекопитающих и отчасти птиц,

сегодня часто используемых как аршин (или лекала) нашего понимания урбанизации.

Отбор «сравнивает» особей по приспособленности «на финише» жизненного пути, а не в каждый отдельный сезон, почему виды часто эволюционируют ко снижению размера выводков [Громов, 2013, 2017; Роговин, 2019]. Так он «оценивает» альтернативные модели поведения, жизненные стратегии и прочие признаки, элиминируя одни и распространяя другие. Особи здесь — просто семафоронты, носители признаков. Эволюционисты часто не замечают, что они не субъект эволюции путём естественного отбора, а расходный материал для повторяющихся статистических испытаний, в соответствии с которыми изменяются модели поведения, экология, паттерны морфологии вида, типология связей между особями в сообществах. Особи лишь реализуют эти *видовые* характеристики в собственных онтогенезах, включая перемещения и взаимодействия друг с другом [Фридман, 2016аб].

4.1. Примат будущих размножений над текущими в городских популяциях

Когда сезонов размножения за жизнь несколько, а их даты варьируют, отбор сообразно им оптимизирует распределение репродуктивного усилия во времени, т. е. меняет положение жизненной стратегии популяции в г- — К-континууме. Он как бы решает проблему: как при условиях, данных здесь и сейчас, «разделить» репродуктивный потенциал индивидов между последовательными попытками размножения, чтобы

а) имеющийся у них «капитал» в виде разных форм поведения был с «прибылью вложен» (в успех ухаживания, гнездостроения, заботы о потомстве, в конечном счёте — в рост приспособленности), а не «промотан»;

б) репродуктивный выход всей популяции был наибольшим, и при этом устойчивым к демографической стохастичности внутри неё и средовой вовне?

Виды и популяции «выбирают» варианты, различающиеся СОПЖ, скоростью развития до половозрелости и «вкладом» в каждую отдельную попытку размножения, т.е. «длиной» дистанции до «финиша» жизненного цикла и разной величиной репродуктивного усилия на каждом «шаге» к нему. «Пространство возможностей» этого выбора описывается двумя способами: оба «конкретизируют» универсальную дихотомию г- и К-видов (или «-отбора»), исходя из общего для позвоночных трейд-оффа между размножением и самосохранением²⁴⁷ [Мошкин и др., 2003; Reznick

247Подробнее см. «Экспериментальная эволюция гуппи...», *op.cit.*

et al., 2008]. Поведение, реализующее первое, опасно для жизни: оно делает уязвимым для хищников и конкурентов, снижает иммунитет, создаёт и другие риски для выживания, но зато увеличивает приспособленность напрямую (если — и только если — верно выбраны место, время, потенциальные партнёры для этого). Второе обеспечивает витальные потребности индивида, «страдающие» при совмещении с размножением: усиливает иммунитет, поднимает его «качество», ресурсообеспеченность, т. е. улучшает обстоятельства будущего размножения. Поэтому оба они разделены во времени: на каждой стадии годового цикла одно ведущее, другое — ведомое, оптимизация жизненной стратегии особей усиливает то или другое сообразно среде обитания [Reznick et al., 2008]. Средовой, в том числе паразитарный, стресс уменьшает репродуктивные усилия (затраты на текущее размножение и связанные с ним активности вроде ухаживания, территориальности и пр.) здесь и сейчас, что улучшает подготовку к перенесению неблагоприятных условий, повышает шанс «дотянуть» до размножения в лучшие дни, с меньшими затратами, с большим репродуктивным выходом. Урбосреда отличается максимумом гетерогенности, нестабильности, быстрыми направленными изменениями ландшафтной мозаики в разных масштабах, и «городские» популяции приспосабливаются именно к этому [Фридман и др, 2016; Фридман, Суслов, 2018].

Максимальная вариативность условий, «подлежащих оценке» в городе (сроки, место, биотоп, беспокойство людьми, прочие факторы окружения, их возможные изменения в этом сезоне) проблематизирует выбор, составляющий суть описанного трейд-оффа — между размножением здесь и сейчас vs отказом от него, нацеленным на лучшее размножение в будущем, с «вложением» в выживание и часто — в переселение внутри урболандшафта на более подходящие «острова» местообитаний. Первое требует больших затрат времени/энергии, возможных лишь в качественных местообитаниях и необходимых в том числе для купирования выросших рисков. Второе «сохраняет» животное для размножения в лучших условиях с точки зрения ресурсов, иммунного ответа, других витальных характеристик, возможности выбора лучших территорий и пр. Именно в городских популяциях возможна выживаемость особей (даже повышенная) при худшем их состоянии [Sepp et al., 2018, fig.1, table 1; Sepp et al. 2020, chapt.13.2].

Отсюда естественно ждать в городских популяциях сравнительно с исходными **а)** большей гибкости выбора, делающегося из инерционного ситуативным; **б)** большей «переключаемости» птиц между образующими его противоположностями в ответ на изменения окружения; а)-б) означает, что в городских и, шире, динамических популяциях вида прежняя жизненная стратегия лабилизируется; **в)** сам выбор «сдвигается» в

сторону преобладания в каждый данный момент времени лучшей выживаемости над более интенсивным размножением [Sepp et al., 2018] или (другой аспект данного сдвига) обеспечения будущего размножения над текущим [Sol et al., 2016, 2018], что облегчает лабилизацию. Все три изменения хорошо соответствуют данным (см. подробнее *табл.2*).

Таблица 2

Изменения разных аспектов жизненной стратегии вида при урбанизации

Параметр	Число исследований, включённых в мета-анализ (число видов, в них фигурирующих)			Источники
	В городе данный параметр значимо выше	Нет, ниже	В городе он не меняется	
Здоровье и выживание				
1. Выживание	8 (11)	2 (4)	6(6)	Hörak & Lebreton (1998), Leston & Rodewald (2006), Marzluff & Neatherlin (2006), Rodewald & Shustack (2008a,b), Whittaker & Marzluff (2009), Ausprey & Rodewald (2011), Stracey & Robinson (2012), Varner et al. (2014), Evans, Ryder, Reitsma, Hurlbert, & Marra (2015), Rebolo-Ifran et al. (2015), Minias (2016)
2. Иммунный ответ	5(5)	2(2)	4(2)	Fokidis et al. (2008), Chavez-Zichinelli et al. (2010), Davies et al. (2015), Audet et al. (2016), Giraudeau et al. (2016)
Заражённость паразитами				
3. Вирусы и бактерии	3(2)	-	-	Bradley, Gibbs, & Altizer (2008), Giraudeau et al. (2014, 2016)
4.Протозойная инфекция	5(5)	3(3)	4(2)	Boal, Mannan, & Hudelson (1998), Fokidis et al. (2008), Geue & Partecke (2008), Bichet et al. (2013), Jacquin et al. (2013), Giraudeau et al. (2014), Delgado & French (2015),

				Bentz et al. (2006)
5.Клещи	-	2(1)	-	Gregoire, Faivre, Heeb, & Cezilly (2002), Evans, Gaston, Sharp, McGowan, Simeoni, et al. (2009)
6.Гельминты	-	3(2)	-	Calegario-Marques & Amato (2014), Rzađ, Sitko, Salamatin, & Wysocki (2014), Sitko & Zalesny (2014)
Оксидативный статус				
7. Окислительное повреждение	3(3)	-	5(4)	Isaksson, Ornborg, Stephensen, & Andersson (2005), Skarphedinsdottir et al. (2010), Giraudeau & McGraw (2014), Giraudeau et al. (2014), Herrera-Duenas et al. (2014), Giraudeau et al. (2015)
8.Антиоксидантная защита	1(1)	2(2)	10(4)	Hörak, Surai, Ots, & Möller (2004), Isaksson et al. (2005), Isaksson, McLaughlin, et al. (2007), Isaksson, Von Post, et al. (2007), Isaksson & Andersson (2007), Grunst, Rotenberry, & Grunst (2014), Giraudeau & McGraw (2014), Giraudeau et al. (2015), Hörak et al. (2004)
Размер тела и физическое состояние				
9.Размер тела	-	4(2)	4(4)	Auman et al. (2008), Liker et al. (2008), Evans, Evans, Gaston, Sharp, McGowan, Hatchwell, et al. (2009), Fokidis, Hurley, Rogowski, Sweazea, & Deviche (2011), Seress et al. (2011), Giraudeau et al. (2015), Meillere et al. (2015), Audet et al. (2016)
10. Масса тела	3(2)	4(2)	4(4)	Ruiz, Rosenmann, Novoa, & Sabat (2002), Auman et al. (2008), Liker et al. (2008), Evans, Gaston, Sharp, McGowan, Hatchwell, et al. (2009),

				Fokidis et al. (2011), Seress et al. (2011), Davies, Rodriguez, Sweazea, & Deviche (2013), Giraudeau & McGraw (2014), Giraudeau et al. (2015), Meillere et al. (2015), Audet et al. (2016)
11. Физическое состояние	7(5)	4(4)	4(4)	Isaksson, Von Post, et al. (2007), Auman et al. (2008), Fokidis et al. (2008), Liker et al. (2008), Jones, Rodewald, & Shustack (2010), Seress et al. (2011), Bokony, Seress, et al. (2012), Bichet et al. (2013), Cardilini, Weston, Nimmo, Dann, & Sherman (2013), Davies et al. (2013), Jacquin et al. (2013), Morrissey et al. (2014), Meillere et al. (2015), Audet et al. (2016), Minias (2016)
Уровень стресса/кортикостерона				
12. Базовый	4(4)	2(1)	10(7)	Bonier et al. (2007), Schoech, Bowman, Bridge, & Boughton (2007), Fokidis et al. (2009), Heiss, Clark, & McGowan (2009), Fokidis & Deviche (2011), Zhang et al. (2011), Atwell et al. (2012), Bokony, Seress, et al. (2012), Strasser & Heath (2013), Grunst et al. (2014), Foltz et al. (2015), Meillere et al. (2015)
11. Индуцированный стрессом	3(2)	2(2)	8(6)	Schoech et al. (2007), Fokidis et al. (2009), Heiss et al. (2009), Atwell et al. (2012), Bokony, Seress, et al. (2012), Davies et al. (2013), Grunst et al. (2014), Foltz et al. (2015), Meillere et al. (2015)
12. В перьях или фекалиях	1(1)	-	2(3)	Chavez-Zichinelli et al. (2010), Rebolo-Ifran et al. (2015), Meillere et al. (2016)
Окраска				
12. Основанная на каротиноидах	-	7(3)	-	Hôrak, Ots, Vellau, & Møller (2000), Hôrak, Ots, Vellau,

				Spottiswoode, & Møller (2001), Hôrak et al. (2004), Isaksson et al. (2005), Jones et al. (2010), Hasegawa, Ligon, Giraudeau, Watanabe, and McGraw (2014), Giraudeau et al. (2015)
13. Меланиновая	3(2)	1(1)	1(1)	Yeh (2004), Obukhova (2007), Bokony, Seress, et al. (2012), Jacquin et al. (2013), Senar et al. (2014)
14. Структурная	1(1)	-	-	Tringali & Bowman (2015)
Параметры репродукции				
15. Размер кладки	1(1)	11(6)	18(11)	Eden (1985), McGowan (2001), Solonen (2001), Antonov & Atanasova (2003), Liven-Schulman et al. (2004), Mennechez & Clergeau (2006), Kelleher & O'Halloran (2007), Isaksson & Andersson (2007), Hinsley et al. (2008), Isaksson et al. (2008), Newhouse et al. (2008), Peach, Vincent, Fowler, & Grice (2008), Heiss et al. (2009), Seress et al. (2012), Brahmia et al. (2013), Cardilini et al. (2013), Hindmarch et al. (2014), Morrissey et al. (2014), Sumasgutner et al. (2014), Wawrzyniak et al. (2015), Bailly et al. (2016), Minias (2016), Sprau et al. (2016), Vaugoyeau et al. (2016), Preiszner et al. (2017)
16. Объём или масса яиц	1(1)	1(1)	8(6)	Eden (1985), Vogrin (1997), Antonov & Atanasova (2003), Isaksson et al. (2008), Brahmia et al. (2013), Cardilini et al. (2013), Bailly et al. (2016), Hargitai et al. (2016), Minias (2016)
17. Пребывание в родительском гнезде	4(4)	1(1)	3(3)	Estes & Mannan (2003), Liven-Schulman et al. (2004), Mennechez & Clergeau (2006), Isaksson & Andersson (2007), Newhouse et al. (2008), Heiss et al. (2009),

				Seress et al. (2012), Cardilini et al. (2013)
18. Размер птенцов	-	9(6)	6(5)	Eden (1985), Hörak (1994), McGowan (2001), Mennechez & Clergeau (2006), Isaksson & Andersson (2007), Hinsley et al. (2008), Newhouse et al. (2008), Peach et al. (2008), Heiss et al. (2009), Isaksson & Andersson (2007), Seress et al. (2012), Brahmia et al. (2013), Morrissey et al. (2014), Tringali & Bowman (2015), Sprau et al. (2016)
19. Состояние птенцов	-	3(3)	3(3)	Isaksson & Andersson (2007), Hindmarch et al. (2014), Morrissey et al. (2014), Tringali & Bowman (2015), Bailly et al. (2016)
20. Темпы роста птенцов	-	2(2)	1(1)	Liven-Schulman et al. (2004), Bailly et al. (2016)
21. Успех вылупления	3(3)	4(4)	7(6)	Eden (1985), Antonov & Atanasova (2003), Liven-Schulman et al. (2004), Mennechez & Clergeau (2006), Kelleher & O'Halloran (2007), Isaksson et al. (2008), Peach et al. (2008), Aldredge, Leclair, & Bowman (2012), Seress et al. (2012), Cardilini et al. (2013), Sumasgutner et al. (2014), Bailly et al. (2016), Minias (2016)
22. Успех вылета слётков	8(8)	8(8)	10(7)	Eden (1985), McGowan (2001), Solonen (2001), Antonov & Atanasova (2003), Liven-Schulman et al. (2004), Leston & Rodewald (2006), Marzluff & Neatherlin (2006), Mennechez & Clergeau (2006), Kelleher & O'Halloran (2007), Hinsley et al. (2008), Isaksson & Andersson (2007), Newhouse et al. (2008), Peach et al. (2008), Seress et al. (2012), Stracey & Robinson (2012), Cardilini et

				al. (2013), Hindmarch et al. (2014), Sumasgutner et al. (2014), Lin, Lin, Lin, Wang, & Tseng (2015), Bailly et al. (2016), Minias (2016), Sprau et al. (2016)
23. Выживаемость гнезд	6(8)	3(2)	7(7)	Kosinski (2001), McGowan (2001), Solonen (2001), Mennechez & Clergeau (2006), Hinsley et al. (2008), Peach et al. (2008), Ryder, Reitsma, Evans, & Marra (2010), Shustack & Rodewald (2011), Stracey & Robinson (2012), Cardilini et al. (2013), Strasser & Heath (2013), Morrissey et al. (2014), Bailly et al. (2016)
24. Дата вылупления	10(5)	3(2)	7(7)	Eden (1985), Antonov & Atanasova (2003), Mennechez & Clergeau (2006), Hinsley et al. (2008), Newhouse et al. (2008), Shustack & Rodewald (2010), Aldredge et al. (2012), Stracey & Robinson (2012), Brahmia et al. (2013), Strasser & Heath (2013), Solonen (2014), Solonen & Hilden (2014), Sumasgutner et al. (2014), Lin et al. (2015), Wawrzyniak et al. (2015), Bailly et al. (2016), Sprau et al. (2016), Vaugoyeau et al. (2016)

По: Sepp et al., 2018

Таблица 2 ясно показывает, что если изменения жизненной стратегии в «городских» популяциях вообще фиксируются, то всегда к «более медленной» жизни и одновременно «более К-». Это позволяет им увеличивать численность много быстрее, чем исходные популяции во внегородских ландшафтах, хотя в первых размножаемость особей снижена — практически как у людей. *Homo sapiens* — единственный вид, сочетающий в себе *r*-тип динамики популяций с **К**-типом их воспроизводства. Поэтому человеческое население растёт не за счёт большей размножаемости индивидов, а за счёт удлинения СОПЖ средствами общественного и научно-технического прогресса [Фридман,

20166]. Размножаемость же, наоборот, падает: поэтому так называемый демографический взрыв — первый этап демографического перехода, стабилизирующего численность населения²⁴⁸. Жизненные стратегии разных видов и/или популяций позвоночных распределяются между полюсами «максимальный вклад в размножение» vs «максимальный вклад в самосохранение». Соединяющий их градиент описывается двумя взаимно-дополнительными способами [Sol et al., 2016, рис.1; Sepp et al., 2018, fig.1, table 2]. Первый: континуум переходов между «быстрой vs медленной жизнью» (англ. *fast — slow pace of life*), второй — «большим vs малым выводком», отражающим высокое vs низкое репродуктивное усилие в каждой отдельной попытке размножения (англ. *Big — low brood value*), количественно оцениваемые логарифмами СОПЖ и числом попыток размножения за этот период, взятым в степени -1. Выбор птицами своего «положения» на том или другом градиенте задаёт её жизненную стратегию, а отбор «оценивает» соответствие этого выбора среде [Reznick et al., 2008; Sepp et al., 2020]. Обе оппозиции развивают известную дихотомию *r*- — **K**-отбора, где стратегии могут быть «более *r*-» или «более **K**-». Важно, что частота инноваций положительно коррелирует с «замедлением» жизни данного вида сравнительно с близкими, с показателем его «плодовитости за жизнь», но отрицательно — со скоростью развития и репродуктивным усилием в каждый сезон, см. базу данных из 510 инновациям у 385 видов птиц [Sol et al., 2016, fig.2]. И наоборот, частота инноваций растёт при любых изменениях, направленных к «замедлению жизни», в том числе и урбанизации вида.

«Левый край» всех градиентов характеризуют *r*-виды: скороспелые, плодовитые, с частой гибелью и недолгой жизнью. Попыток размножения здесь немного, но в каждой репродуктивный потенциал «используется» по максимуму (нет смысла откладывать на будущее). «Правый край» — **K**-виды: выживаемость повышена, жизнь удлинняется, риск потерять кладку «распределяется» на большее число попыток размножения, в каждой из них репродуктивное усилие — функция обстоятельств, почему в подходящих условиях может быть большим, чем у *r*-видов. Лучшая подготовка будущего размножения, однако, приоритетна сравнительно с ростом вложений в текущее [Sol et al., 2016; Sayol et al., 2020]. От выбора более «быстрой» или «медленной» жизненной стратегии зависит «темп прохождения» особью жизненного пути: на его финише «цыпят по осени считают», в смысле отбор оценивает итоговую приспособленность. Чем «быстрее» стратегия, тем меньше попыток размножения и больше репродуктивное усилие в каждой. Чем «медленней», тем больше животное не «кладёт все яйца в одну корзину», но «бережёт» свой репродуктивный

248См. «Демографический переход: шаг первый, шаг последний», <http://www.socialcompas.com/2014/09/05/6303/>

потенциал, делит его на больше попыток. Этим минимизируется ущерб от гибели гнёзд, птенцов и других неудач, риск которых в урбосреде очевидно растёт. У более «медленных» особей, видов или популяций так возникает «примат будущего над настоящим»: поиск ещё лучших условий для следующего размножения важнее максимизации репродуктивного потенциала в текущем²⁴⁹.

В процессе урбанизации всех видов, даже исходно «быстро живущих» (и, шире, во всех динамических популяциях, в том числе обитающих вне городов) жизненная стратегия «движется» к более «медленной» жизни, с ростом репродуктивного выхода *всей популяции* при сниженном репродуктивном усилии *особей*. Разнотипные изменения, образующие этот сдвиг, делают распределение репродуктивного усилия вдоль жизненного цикла всё более «дробным» — больше попыток размножения, каждая всё ситуативней, с меньшим репродуктивным усилием и т.д. Это стимулирует удлинение СОПЖ, т.е. закрепляет изменения в сторону «более К-», чему способствует и сама урбосреда. И наоборот, меньшее репродуктивное усилие — важный предиктор быстрой урбанизации [Sol et al., 2016, 2018; Sayol et al., 2020, моделирование см. Фридман, Ерёмкин, 2009, с.64; Maspons et al., 2019]. Везде, где это специально исследовали, урбанизация «замедляет жизнь» (большие синицы *Parus major* [Charmantier et al., 2017]; белые ибисы *Eudocimus albus* [Kidd, 2018; Kidd-Weaver et al., 2020]). «Снижение» репродуктивного усилия идёт с ростом переключаемости между альтернативными состояниями особи: долговременным обитанием и размножением на постоянном участке vs поиском подходящих участков (перемещения с пребыванием в «подвижном резерве»). По мере урбанизации «переключение» с одного на другое идёт на всё большей части годового

249«Примат будущего над настоящим» описан и в более простых системах. Скажем, в колонии гидроидов ресурсы перманентно перераспределяются в пользу краевых участков, а не самых уловистых. Это даёт преимущество при обрастании конкурирующими колониями друг друга, и одновременно делает данную колонию более интегрированным целым, хотя общий рост и текущая площадь улова могут сократиться [Марфенин, 1993]. Тот же феномен присущ эволюции черепах, направленной в первую очередь на обеспечение «неудачникам» ненулевых шансов вновь включаться в борьбу за существование после проигрыша прежних раундов [Хозацкий, 1965]. Среди растений данный тренд связан с переделом ресурсов и «материала» между вегетирующей (настоящее) и запасающей (будущее) массами и её вариантом — перераспределением между биомассами вида: агамной (настоящее) и размножающейся двуполо (будущее). Оно максимально ригидно у жизненной формы деревьев и наиболее гибко у трав, зато СОПЖ тех и других чаще всего — прямо наоборот. Несомненно, в литературе найдутся и другие примеры подобного, выявить их мешает лишь принятая парадигма Спенсера-Фишера; подобные шоры были удачно названы «колоткой познания», см. «Как философствуют биологи?», <https://wolf-kitses.livejournal.com/19101.html>.

Отталкиваясь от подхода, развитого в данной главе, было бы интересно сравнить изменения жизненных стратегий таких разных насельников урболандшафта, как растения, насекомые, рыбы, амфибии или птицы [Клауснитцер, 1990; Sukopp, Wittig, 1998].

цикла, в исходных — только в короткий период перемещений. И наоборот: «замедленная» жизнь — предиктор лёгкости и успешности урбанизации вида, хотя при последней она «замедляется» и у исходно «быстрых» видов [Sepp et al., 2018, 2020; Sayol et al., 2020].

Так, по мере деградации водно-болотных местообитаний в Южной Флориде (графство Палм-Бич) белые ибисы начинают использовать городские биотопы, сперва во внегнездовое время, потом и гнездятся. Размножение там начинается раньше, но гнездовой сезон короче, внегнездовой — длиннее, этот сдвиг пропорционален доле использования городских биотопов в послегнездовых перемещениях [Kidd, 2018; Kidd-Weaver et al., 2020]. Значительный рост «городских» популяций молуккского ибиса *Threskiornis molucca* в районе Сиднея (в среднем на 1,5% в год, на отдельных участках — 1%, 7% и 9%) крайне чувствителен к выживаемости взрослых, но слабо — к их продуктивности, особенно трёхлетних. Выращивание >0,7 слётка/пару гнездящейся частью популяции гарантирует её рост, сокращение начнётся лишь при <0,4 слётка/пару. Городские популяции также испытывают постоянный «подток» птиц из водно-болотных угодий вокруг Сиднея [Smith et al., 2013].

4.2. «Закрепление» в городе требует лабилизации жизненной стратегии...

«Истории урбанизации» разных видов неизменно показывают преимущества городских биотопов перед региональными [Фридман, Ерёмкин, 2009, с.92-96; Фридман, 2018, разд.6]. Поэтому все они на подъёме численности пробуют жить и размножаться в городах [Фридман и др., 2008, 2016]. Эти попытки обычно успешны, но недостаточны для закрепления в урболандшафте, тем более для обособления «городской» популяции. Последняя появляется вследствие:

а) устойчивой связанности новобразованных группировок направленными потоками птиц из «резерва» [Щипанов, 2003, цит. по: Фридман, 2012], т.е. оптимизации переселений взрослых и расселения молодых в «архипелаге» городских биотопов, всё время меняющем размер, изолированность и конфигурацию «островов» (не говоря уж об изменчивости их застроенного окружения). Одна часть поселений здесь всё время меняется: возникает на вновь появившихся «островах», вовремя (а то и заблаговременно) «уходя» с деградирующих, другая же сохраняет привязанность к стабильным «островам», а то и усиливает её. Общая система переселений внутри городских ареалов при этом остаётся устойчивой, т.е. нечувствительной к «островному эффекту». См. моделирование [Фридман, Ерёмкин, 2009, с.64] и обзор в: [Фридман,

Ерёмки, 2009, разд. II.1, 5], или же полевые данные о переключениях от долговременного обитания на постоянных небольших территориях к дальним переселениям и/или кочёвкам по всему городскому ареалу и обратно в зависимости от ситуации в окружении особи в городских популяциях молуккского (район Сиднея, Австралия [Martin et al., 2012]) и белого ибисов (южная Флорида, [Kidd, 2018; Kidd-Weaver et al., 2020]). Часть птиц также посещала один и тот же кормовой район за пределами основной территории (разрыв в первые десятки км). В исходных популяциях обоих видов подобная резидентность не отмечалась;

б) устойчивого воспроизводства пространственно-этологической структуры, присущей городским популяциям, в череде поколений вопреки «возмущениям», вызванным средовой и демографической стохастичностью здесь и сейчас либо «трендами», созданными направленной эволюцией урболандшафта в большем масштабе времени и пространства [Фридман, Ерёмки, 2009, разд. II.6-7; Фридман и др., 2016].

Требования а) и б) взаимно несовместимы: «давление» движущего отбора на «среднюю» особь входит в контрапункт с «давлением» стабилизирующего на популяционную структуру как целое, на образующие её отношения — социальные, территориальные и биотопические связи [Фридман и др., 2016; Sepp et al., 2018, 2020]. Противоречие разрешается ростом подвижности значений (т. е. лабилизацией) всех трёх названных отношений, становлением их зависимости от изменения (или) сохранности значимых характеристик урбосреды «вокруг» индивидов. При ухудшении ситуации связь «городских» птиц с территорией, биотопом или партнёром слабеет или прекращается вовсе, пропорционально негативной динамике, а то и с опережением. Они уходят, отыскивая подходящие территории по всему городу, часто на вновь появившихся «островах». Однако к сохраняющимся участкам местообитаний, часто совсем небольшим, «городские» птицы привязаны много сильнее, чем в исходных популяциях [Иваницкий, 1995, цит. по: Фридман, Ерёмки, 2009; Stracey, Robinson, 2012; Lowty et al., 2013; Jankowiak et al., 2016; Luna et al., 2019].

Поэтому освоение урболандшафтов, идущее как бы «с избытка» (на подъёме численности) чаще всего не перерастает в урбанизацию — в отличие от «вынужденного» быстрым сокращением видовых местообитаний в регионе. Последнее «толкает» птичье население на направленное освоение аналогов природных биотопов вокруг города, всё более изменённых его «давлением», потом и внутригородских, т. е. «движет» вид «вверх» по городскому градиенту. Успешная урбанизация здесь — контринтуитивный ответ на коллапс исходных биотопов, спасающий вид от вымирания. Так урбанизовались крупные и/или уязвимые виды водно-болотных угодий, с ростом городов исчезающих в

первую очередь (сравнительно с прочими природными ландшафтами [Фридман и др., 2016]).

Кроме названных белого и молуккского ибисов, это колпица *Platalea leucorodia*, трёхцветная цапля *Egretta tricolor*, американский клювач *Mycteria americana*, лебедь-кликун *Cygnus cygnus*, разные виды цапель²⁵⁰ (прудовая *Ardeola grayii*, малая белая *Egretta garzetta*, египетская *Bubulcus ibis*) и малый баклан *Microcarbo niger* в штате Керала и вообще в Индии. Антропогенные корма, от личинок земноводных в придорожных подтоплениях, отходов рыбных рынков или остатков пищи в мусорных баках до уличной еды (хот-доги и пр.) стали полноценной заменой природным [Фридман и др., 2016; Murray et al., 2018; Ewans, Gawlick, 2020]. Они позволяют «городским» популяциям иметь больший репродуктивный выход, чем исходным, хотя в ряде случаев менее качественны и ухудшают физическое состояние птенцов. Из млекопитающих «в ответ» на коллапс биотопов быстро урбанизируется хомяк *Cricetus cricetus* [Суров и др., 2015; Поплавская и др., 2019; Феоктистова и др., 2020]. В обоих случаях наблюдается сочетание долговременного пребывания на участках при устойчивости местообитаний с переселениями в поисках новых при их разрушении. Это фиксируется как в собственно городских ареалах, так и вокруг них, на землях, меняющих назначение при «захвате» вовнутрь города. В противоположность им виды, ещё не включившиеся в данный процесс, т.е. оставшиеся урбофобами, в градиенте нарушенности местообитаний перемещаются «себе во вред», почему сокращают сезон гнездования, попадают в «экологические ловушки» и пр., либо уходят на неизменённые территории [Фридман, Ерёмкин, 2009; Marzluff et al., 2016; Фридман, Суслов, 2018].

Подвижность связей — социальных, территориальных, биотопических (при любой их силе), присущее городским популяциям, контрастирует с постоянством и даже инерционностью этого трио в исходных. Успешность прошлого размножения там «привязывает» к прежним соседям, местообитанию и пр. окружению даже при их негативной динамике, делающей гнездование невозможным или опасным. Т.е. в городских популяциях сила связей меняется «вслед за средой» от 0 до максимума, в исходных, напротив, поддерживается на некотором среднем уровне (также [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.3-5; Фридман и др., 2016]). Здесь снова видим разницу вавилонской элементаристской

²⁵⁰45% всех цапельников в Индии находится в городских парках и садах [Roshnath, Sinu, 2017]. Для северной Кералы, которой посвящена работа, цифры сходные, лишь несколько больше их размещается по обочинам дорог. Быстрая урбанизация этих видов, идущая при исключительно высокой плотности городского населения — следствие коллапса водно-болотных угодий из-за роста городов.

комбинаторики у видов, успешно урбанизовавшихся, и эстафеты смен “автономизирующих” синдромов у неуспешных.

Данный приспособительный «ответ» на противоположные давления отбора а)-б) «решает» ключевую проблему устойчивости воспроизводства популяционной системы вида в городе, при минимуме зависимости от успехов отдельных попыток размножения, и максимуме средовой стохастичности. Эта адаптация широкого значения²⁵¹ заключается в лабилизации отношений, слагающих пространственно-этологическую структуру популяции. Она «открывает» дорогу урбанизации вида: у изученных в этом плане форм её степень растёт пропорционально времени от начала последней. Данное изменение и «даётся» труднее всего большинству птиц и других позвоночных, отнюдь не приспособление к частным факторам урбосреды (свет, шум, беспокойство людьми и т.д.). Мешает консерватизм жизненной стратегии, толкающий вид «отступать» к периферии региона под «давлением» урболандшафта, но преодолеваемый в рамках возвратной урбанизации — тем позже, чем консервативнее он исходно [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018; Фридман, Суслов, 2018].

По консерватизму-лабильности близкие виды распределены в целом гиперболически: лабильных меньше всего, с ростом степени консерватизма число таких видов растёт [Фридман, 2010; Dukatez et al., 2018; Callaghan et al., 2019a]. Первые урбанизируются сразу, как только города станут «дробить», «изолировать» и преобразовывать их биотопы окрест, т.е. поднимут стохастичность условий существования на «островах» (средовую) и переселений особей между ними (демографическую). Это так называемая прямая урбанизация; эти же виды быстрее всего расселяются по лесополосам и другим «рукотворным ландшафтам» (по природным — существенно медленней), см. [Белик, 1997, цит. по Фридман, Ерёмкин, 2009; Evans et al., 2010, table 3]. Впрочем, и их урбанизация зависит от региона. Так, в Закарпатье галка до 1970-х гг. была исключительным урбофобом, не селилась ни в сёлах, ни в городах. Дальше она освоила Ужгород, где гнездится под застрехами, в

251Правда, её нельзя назвать ароморфозом по А.Н.Северцову [Тимофеев-Ресовский и др., 1977], скорее она несёт черты его идиоадаптации, которая, однако, никогда не завершается. Не отнесёшь её и к осборновой адаптивной радиации с константным синдромом ведущих и ведомых признаков (по вкладу в адаптацию) [Раутиан, 1988]. С учётом же сложных демографических взаимоотношений и репродуктивных обменов между городскими и исходными популяциями каждого вида (главы 2.3-2.4) получаем, что ей вообще нет места в классификациях модусов эволюции, данных в рамках господствующих современных теорий (СТЭ и ЭТЭ). Она пестрит вавилонскими захождениями признаков, всё время «балансирует на грани» между областями микро- и макроэволюции Ю.А.Филипченко, но без тенденции «свалиться» в ту или иную область окончательно (что заставляет вспомнить филетический вид палеонтологии... но без его бедного интенционала). Не поэтому ли Н.И.Вавилов был равнодушен к таким классификациям, как и они к его Закону гомологических рядов?

других обычных для галок местах, или подобно клинтуху — в полых опорах ЛЭП среди полей и в речных поймах [Луговой, 2002].

Более консервативные виды сперва «отступают» от таких изменений к периферии региона, где «кружево» местообитаний наиболее сохранно и связно. Однако немного погодя (от нескольких до 50-80 лет, иногда до ста) они «поворачивают» на 180°: расселяются по городскому градиенту «вверх», в зоне влияния города занимают всё более фрагментированные, сильней изменённые аналоги исходных биотопов, чем расширяют экологическую нишу. В пределе осваиваются собственно города: сперва крупнейшие «острова» лесов, лугов и болот, захваченные урболандшафтом, потом фрагменты поменьше, потом вид селится на микроучастках растительности внутри застройки и пр. [Фридман, 2010; Фридман и др., 2016]²⁵². «Поворот» происходит тем позже, чем консервативней жизненная стратегия вида сравнительно с близкими; его момент не зависит от группы, особенностей экологии вида и пр. Он был назван нами возвратной урбанизацией [Фридман, Ерёмкин, 2009]. Потенциально она возможна у всех видов, даже считавшихся урбофобами, находящихся под угрозой исчезновения или уязвимых к антропогенным

252 Это происходит лишь в случае, если вид сохранит поселения на крупных «островах» периферийных массивов. Этому чем дальше, тем больше препятствует хозяйственное освоение «полуприродных» территорий между ними, ликвидирующее связность местообитаний [Фридман и др., 2016, рис.6]. Так Дарвинский заповедник сохранил орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* и скопу *Pandion haliaetus* в период падения численности, став главным источником их расселения на более изменённые территории с началом возвратной урбанизации [Пчелинцев и др., 2010; Бабушкин и др., 2014, цит. по: Фридман и др., 2016]. Поэтому критически важно «с опережением» создать региональную сеть ООПТ, репрезентативно отражающую наиболее сохранившиеся участки природных ландшафтов и неразрушенные «коридоры» между ними. Сохранение биоразнообразия — задача, решаемая одновременно «двумя руками»: «содействием» урбанизации «диких» видов (посредством биотехний, экообустройства техногенных аналогов природных биотопов, их реставрацией в городских ареалах) в наиболее изменённых районах в центре региона (агломерации), и территориальной охраной видов и природных сообществ — на малонарушенной периферии. Оба аспекта равно необходимы, взаимно усиливают и дополняют друг друга [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018].

Всё вышесказанное, перенесённое на случай естественной природы, позволяет дать самый общий ответ, почему основой биоты планеты были и есть континенты (или их аналоги в гидросфере), хотя эволюция быстрее всего идёт в своих «лабораториях»-островах, выдавая там наиболее причудливые и вполне неплохие адаптации. Аппеляция к неполноценности островных и подобных им биот пестрит исключениями, достаточно вспомнить озеро Байкал: его биота полночленна, пути её экспансии — реки — открыты, но экспансии нет. С другой стороны, всякая долгая «блестящая изоляция» континента снижает потенциал экспансии его биоты, но не уничтожает полностью. Млекопитающие Австралии и Южной Америки в целом проигрывают в «великом обмене» (хотя гигантские ленивцы прошли всю Северную Америку: имей они резерв для восстановления в рефугиумах, «возвратная американизация» была бы не исключена). Однако Южная Америка дала биосфере жаб, Австралия — попугаев, воробьиных птиц, варанов, да и самый крупный и экспансивный хищник, способный сейчас бродить по земле — гребнистый крокодил *Crocodylus porosus* — тоже оттуда.

воздействиям²⁵³, лишь бы они не исчезли за годы (десятилетия) «отступления» [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018].

Урбанизации, прямой ли, возвратной, неизменно предшествует лабилизация популяционной структуры. Вариативность слагающих её связей (или реализующей их жизненной стратегии особей — зависит от рассмотрения) по ходу урбанизации возрастает, как и её обусловленность локально-обстановочным контекстом. Данный процесс происходит, с одной стороны, пропорционально времени от начала освоения конкретного города, с другой — «вдоль» городского градиента, опережая рост стохастичности, демографической и средовой. В таком случае жизнеспособность урбопопуляций растёт, несмотря на проникновение на всё более урбанизированные территории, с большим уровнем средового стресса — опережающая лабилизация обеспечивает приспособленность вопреки росту экстремальности среды обитания. Поэтому она — ключевое эволюционное новшество, обеспечивающее освоение урболандшафта ещё до проникновения в город как таковой, пока популяция только «испытывает» его воздействие. Она же отделяет динамические популяции вида, устойчивые и прогрессирующие при урбанизации региона, от консервативных, остающихся уязвимыми и сокращающимися [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018].

4.3. ...а она стимулирует инновации и способствует когнитивному развитию

Этот вывод получил подтверждение, независимое от исследований популяционной структуры. Проверяя предположения о большем мозге как предикторе урбанизации, F. Sayol et al. [2020] выяснили, что лабилизация жизненного цикла важнее — в её присутствии урбанизируются и не столь «мозговитые» виды. Анализ воздействия 27 разных городских центров на

²⁵³Эти перечни не зря сильно пересекаются, урбофобы (англ. *Urban avoider*, противопоставляемые так называемым *Urban exploiters*) наиболее уязвимы в современном мире, где урбанизация — общепланетарный процесс и главный двигатель всех составляющих «злой четвёрки» Джареда Даймонда: прямого преследования, разрушения и фрагментации местообитаний, воздействия завезённых видов на данный или его биотопы, и вымирания по пищевым цепям либо другим связям в экосистеме — топическим, фабрическим и фабрическим. Эти 4 фактора определяют сокращение популяций обычных видов и риск вымирания редких: все они в современном мире прямо связаны с урбанизацией [Elmqvist et al., 2013; Aronson et al., 2014; Sol et al., 2014; Rosenberg et al., 2019], особенно идущей стихийно, вместо оптимального варианта — планового развития городов в составе агломераций, управляемого на научной основе, предполагающего создание связанной и долговременно-устойчивой экосети, с поддержкой урбанизации «диких» видов, экореставрацией разрушенных участков ландшафта, вроде витализации пойм малых рек, экообустройством техногенных аналогов утрачиваемых местообитаний и пр. [Родоман, 2002; Фридман, 2018; Callaghan et al., 2019ab].

динамику популяций 629 видов птиц показал, что при относительно меньшем мозге урботолерантность связана с большей «дробностью» репродуктивного усилия, распределяемого на большее число попыток размножения. Это снижает «ценность» каждой из них, уменьшая риск неудачной оценки птицей ближайшего окружения и расходования репродуктивного потенциала впустую, что особенно важно в городе ввиду нестабильности местообитаний и непредсказуемости изменений в них и вокруг [Sayol et al., 2020]. При относительно большем мозге урботолерантность, наоборот, связана с меньшей «дробностью» репродуктивного усилия в популяции, но с большей поведенческой и экологической пластичностью индивидов, ведущей к более гибким и точным оценкам предпочтительного момента размножения. Оба варианта лабилизируют выбор между размножением и самосохранением в каждый отдельный сезон, а он — важный аспект жизненной стратегии [Мошкин и др., 2003; Reznick et al., 2008; Miranda, 2017; Sepp et al., 2018, 2020], дополнительный к отношениям, изученным нами. Везде при успехе урбанизации трейд-офф между самосохранением и размножением делается гибче и разрешается ситуативней, увеличивая приспособленность в новой, необычной, исходно неблагоприятной среде, каковы город и иные «рукотворные ландшафты» [Фридман и др., 2008; Lowry et al., 2013; Johnston, Munshi-South, 2017; Alberti et al., 2017].

Другие работы тех же исследователей показывают, что первое и второе — разные стороны общей лабализации жизненной стратегии. В каждый отдельный сезон она меняется ко всё большему предпочтению успешного размножения в будущем перед немедленной репродукцией, увеличивая возможность «пропустить ход». Большая гибкость здесь позитивно связана с появлением и накоплением инноваций независимо от местообитаний: однако последние чаще всего именно городские, т. к. данные изменения ещё и предиктор урбанизации [Sol et al., 2013, 2016]. Это увеличивает жизнеспособность популяций и всё больше лабилизирует структуру системы. Последнее, в свою очередь, стимулирует инновации и всё более точный прогноз средовой динамики, наиболее развитый именно в городе [Фридман, Ерёмкин, 2009, разд. II.5; Lowry et al., 2013; Blumstein, 2014; см. ниже]: круг замыкается.

Рост численности также содействует инновациям, падение — наоборот, чем также связывают их появление с успехом урбанизации [Sol et al., 2013, 2016]. Накопление инноваций, анализируемое независимо от последней, само по себе снижает риск вымирания от трансформации местообитаний, но не чрезмерной охоты и воздействия инвазивных видов, т. е. при прочих равных увеличивает жизнеспособность и городской популяции [Dukatez et al., 2020]. Вместе с большей гетерогенностью урболандшафтов инновации создают развивающую среду обитания, чем

усиливают отбор на больший мозг. Последний присущ более оседлым видам, поэтому урбанизация усиливает оседлость (вплоть до полной), отнюдь не вследствие мягкости городских зим [Sayol et al., 2020]. Эти же тренды отмечены в «городских» популяциях млекопитающих. За 100 лет урбанизации штата Миннесота (США) у 3 видов объём черепа значимо вырос на «городских» территориях сравнительно с «сельскими» — пенсильванской полёвки *Microtus pennsylvanicus*, белоногого хомячка *Peromyscus leucopus*, масковой бурозубки *Sorex cinereus* (на 6%). Различия по этому показателю возрастают пропорционально размеру выводка; увеличение объёма мозга на уровне тенденции (при контроле размеров тела) фиксируется у всех 10 изученных видов, с ростом его изменчивости у «городских» зверьков. За те же 100 лет объём черепа значимо вырос в «сельских» популяциях всех насекомоядных видов, видимо, как реакция на рост антропогенных трансформаций ландшафта вследствие интенсификации земледелия [Snell-Rood, Wick, 2013, table 1, 3, fig.1,3]. Отбор на больший объём черепа выявлен у «городских» пенсильванских полёвок и белоногих хомячков в округе Allegheny (юго-западная Пенсильвания), быстро урбанизовавшемся в последние 100 лет. У «городских» короткохвостых бурозубок *Blarina brevicauda* он не менялся, однако уменьшился у большого бурого кожана *Eptesicus fuscus* [DePasquale et al., 2020].

То же верно для птиц, освоивших прочие виды экстремальной среды обитания. «Неблагоприятность» каждой из них наиболее общо выражена в росте гетерогенности структуры ландшафта, нестабильности и изменчивости условий существования вида. Все три параметра достигают максимума в городах, несколько ниже они у северного предела ареала (для дендрофильной авифауны умеренной зоны), ещё ниже — на океанических островах. У освоивших их видов или популяций птиц также отмечено относительное увеличение мозга сравнительно с материковыми, у них самая сложная орудийная деятельность (дятловый выюрок *Camarhynchus pallidus*, новокаледонская галка *Corvus moneduloides*, гавайская ворона *C.hawaiiensis*). Как и прочие инновации, она активируется при засухе и других изменениях к худшему [Sayol et al., 2016, 2018; Sol et al., 2016, 2018], ярче проявляющихся на островах: она и возникла как адаптация к такой переменности [Sayol et al., 2016, 2018; Sol et al., 2016, 2018], а не к островной изоляции²⁵⁴ *per se*.

Действительно, опыты с кормушками показали, что у северных популяций черноголовых гаичек по сравнению с южными, где климат мягче, ниже латентный период в решении двух проблемных задач —

254De facto здесь везде речь идет об архипелагах, как у А.Р. Уоллеса. Напротив, уединенные острова, даже крупные (биота Мадагаскара) ничего подобного не дают, как и архипелаги из главного и множества мелких островов (биоты Англии и Новой Зеландии).

снять прозрачную, но утяжелённую крышечку с кормушки или приблизиться к новой кормушке, сесть и начать есть. Также у них относительно больший передний мозг. Скорее всего, эти отличия врождённые: уровень кортизола не различается между популяциями, и лучшую обучаемость «северян» не объяснить материнским эффектом от стресса, переданным повышением кортизола в желтке яйца [Roth et al. 2010]. Большой мозг, лучшее решение проблемных задач и т. д. когнитивные «достижения» в урболандшафтах, на больших высотах, в других неблагоприятных средах обитания дают их носителям большую кладку, однако связаны с «платой» в виде повышенного риска гибели гнезда от хищников и других внешних воздействий (данные по большим синицам, черноголовым и горным гаичкам [Lefebvre, Aplin, 2017]). Впрочем, повышенная инновативность ведёт к «следующему шагу» — поведенческим изменениям в гнездовых стациях, способе расположения гнезда и т. д. [Фридман и др., 2016; Lefebvre, Aplin, 2017], уменьшающим плату и увеличивающим дивергенцию городских популяций от исходных. Круг замыкается.

Поэтому сдвиг жизненной стратегии в сторону «более К-» с его следствием — «замедлением жизни», «снижением ценности» каждого отдельного размножения, приоритетом будущего размножения в лучших условиях над текущим — адаптация широкого значения. Её обладатели имеют явное преимущество *везде в современном мире*, с присущей ему повсеместной трансформацией природных ландшафтов, неустойчивостью популяций даже обычных видов, быстрыми изменениями ареала, частыми дальними завозами и заносами, вызванной ими гомогенизацией фауны. У них значимо увеличен успех инвазий — вероятность того, что вид «приживётся» в чужой для него местности, и возникшая популяция станет расти. Прежде популярное мнение о положительной связи успеха инвазий со скоростью размножения переселенцев не поддерживается данными. Большая размножаемость («*high brood value*») отрицательно связана с выживаемостью, критически важной для новоприбывших, чтобы образовать устойчивую популяцию [Sol et al., 2012]. Анализ 2760 «историй» вселения 429 видов птиц из 49 семейств, показал прямо противоположные корреляты успешного закрепления в новой среде (47%). Они совпадают с предикторами урбанизации: большая выживаемость, меньшая «цена» каждой попытки размножения, т.е. лабилизация выбора особей между ним и витальными потребностями (24% объяснённой дисперсии), относительный размер мозга (19%) и генерализм в выборе местообитаний (6%, слабейший эффект). Небольшой рост числа завезённых особей, с 5 до 100, поднимает успешность инвазий почти до максимума, однако последующий до 1000, 4000, 10000 её почти не меняет; «момент насыщения» не зависит от скорости размножения. Размер кладки,

оппозиция «*r* - **К**»-видов и масса тела оказались незначимы [Sol et al., 2012].

Доля успешных вселенцев в местность X прямо пропорциональна другим аспектам той же лабилизации: выживаемости взрослых и репродуктивному выходу за жизнь. Большой репродуктивный потенциал вида увеличивает свободный член этой регрессии, не меняя угла наклона. При освоении новых территорий, как и городов, жизнеспособность популяции как целого много важнее размножаемости особей, а лабилизация жизненной стратегии, улучшающая отреагирование непредсказуемых изменений, — сходства новых биотопов с исходными [Sol et al., 2012]. Она нетипична и неадаптивна в природных ландшафтах, в городе же наоборот, поэтому её прогресс в ходе урбанизации — важнейшее эволюционное новшество [Фридман, 2018; Фридман, Суслов, 2018]. Следовательно, большой мозг ряда «городских» видов скорее следствие, чем причина урбанизации²⁵⁵ (облегчённой у «видов-выскачков»), но лабилизация жизненной стратегии — её общепригодная предпосылка. Другие аспекты того же процесса, повышающего их приспособленность — большая «дробность» репродуктивного усилия и предпочтение будущих размножений текущему. Городской климат, его «экологический след», нарушения местообитаний, пока умеренны, создают материальную возможность для этого, увеличивая выживаемость (отчасти репродуктивный успех) и обогащая ресурсную базу вида [Жигарев, 2004, 2007; Фридман, 2018; Sepp et al., 2018, 2020].

Т.е. разные виды птиц осваивают урболандшафт двумя способами — большей поведенческой и экологической пластичностью либо большими «дробностью» репродуктивного усилия и вариативностью жизненного цикла. Они оба *увеличивают* относительный размер мозга [Sayol et al., 2020]. Напротив, у domestikантов мозг *уменьшен* сравнительно с дикими предками [Lewejohann et al., 2010; Hare et al., 2012]. У цыплят домашних кур *Gallus gallus* всего 6 поколений отбора на доверчивость к людям ещё больше понизили относительную массу мозга, и так сниженную сравнительно с дикими *G.g. bankiwa*²⁵⁶. Они же слабей реагировали на

255В этом плане интересна урбанизация земноводных, группы весьма «низкоинтеллектуальной». «Дробность» репродуктивного успеха им создают многочисленные тёплые водоёмы, как и возможность перезимовать в них на стадии имаго или личинки (если вид вообще на это способен).

256Абсолютная масса мозга при доместикации возрастает, но масса тела — хозяйственно ценный признак, на который идёт селекция — увеличивается ещё быстрее. Выросли относительный вес сердца, селезёнки, семенников и печени, а также переднего мозга относительно всего мозга (а мозжечка снизился). Однако при отборе самих банкивских кур на разные уровни страха перед человеком после 5 поколений отбора мозг был тяжелее всего и в относительном, и в абсолютном выражении в группе «максимально боящихся» [Bélteky et al., 2016; Agnwall et al., 2017].

вспышку света и другие пугающие стимулы, с которыми раньше не сталкивались. Коррелятивно выросла и эффективность метаболизма — «КПД» преобразования пищи в рост массы тела, ответственный за её опережающий рост при доместикации [Agnwall et al., 2015; Bélteky et al., 2016]. Это один из доводов против объяснения антропогенеза «самодоместикацией» — как и отсутствие у *Homo sapiens* учащения пегости / вислоухости сравнительно с шимпанзе²⁵⁷.

Благодаря этому в демографическом отношении «городские» птицы и млекопитающие максимально сближаются с *Homo sapiens*. Наш вид единственный, кто увеличивает численность за счёт удлинения СОПЖ средствами социального и научно-технического прогресса, но при падении размножаемости особей [Фридман, 2016б]. Урбанизация «диких» видов птиц в известной мере обеспечивает то же самое за счёт специфических свойств урболандшафтов: обогащённости органическим веществом и энергией, «стянутым» в города с площади «экологического следа», и максимума стохастичности среды обитания [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.5; Sepp et al., 2018, 2020]. Здесь не может быть речи об «автономизации от среды», напротив, взаимодействие с ней интенсифицируется как у вида в целом, так и у составляющих его особей. Тем более, что лабилизация жизненной стратегии также «подстёгивается» гибельностью и/или неэффективностью в урболандшафте «просто следования» видовым стереотипам в гнездовании, кормлении, обследовании территорий. Здесь очень часто «исходные» местообитания — экологические ловушки: устойчивое существование и успешное размножение там требуют изменений, следующих из большей «подвижности» жизненного цикла [Sol et al., 2016, 2018], паттернов отношений между особями в популяции [Фридман и др., 2016] или самостоятельного оценивания ситуаций.

4.4. «Принцип Ле Шателье» при воздействии урболандшафта

Следовательно, урбанизация региона, идущая закономерно и предсказуемо (см. её эволюционные модели [Klaassen, Scimemi, 1981; Fielding, 1989; Geyer, Kontuly, 1993, цит.по: Фридман и др., 2016])

²⁵⁷При этом весь опыт антропологии говорит, что морфологически человек куда гибче любого антропоида: стоит сравнить пигмеев (независимо возникающих в разных районах Африки) и негров-банту. Судя по карликовым людям с островов Флорес и Лусон (*Homo floresiensis* и *H. luzonensis*), произошедшим от *H. erectus*, но сильно упростившимся морфологически, так было в гоминоидной линии если не всегда, то очень давно. Природа этой гибкости активно исследуется на молекулярном уровне, см. выше. При этом современные люди куда меньше различны между собой генетически, чем обыкновенные шимпанзе [Osada, 2015].

«поднимает» уровни среднего стресса для птиц в местообитаниях ближних пригородов. Чем дальше, тем больше местообитания фрагментируются, теряют связность и изолируются друг от друга, преобразуются с краёв, т. е. мозаика видовых биотопов, доселе довольно статичная, меняется быстро, непредсказуемо и в неблагоприятную сторону [Фридман, 2018]. Самый вероятный ответ на подобные изменения — «отступление» с «архипелага» местообитаний на оставшийся периферийнее «материк». Оно тем вероятней, чем вид специализированней и жизненная стратегия консервативней: то и другое способствует ПЗА, снижающим вероятность контакта с неблагоприятными изменениями среды [Bonier, 2012; Suslov, 2013]. Урбанизация вида, прямая или возвратная — контринтуитивный ответ, основанный на инвазии в экстремальную среду обитания и направленной перестройке сперва популяционной системы, потом, с запозданием, физиологии, морфологии и генетики организмов в сторону приспособления к ней [Суслов, 2014; Фридман и др., 2016; Фридман, Суслов, 2018].

В обоих случаях исчезает угроза жизнеспособности популяции, «родившаяся» из подъёма среднего стресса. Это своего рода принцип Ле Шателье для поведения вида в локальной катастрофе, созданной «пережёвыванием» городом природных ландшафтов вокруг: урбанизация делает вид резистентным, «отступление» к периферии — снимает проблему на время, но «на длинной дистанции» его уязвимость растёт из-за увеличивающегося «островного эффекта», да и само воздействие не исчезает, но только усиливается [Фридман, Ерёмкин, 2009]. Урбанизация видов везде «стартует» за пределами городских ареалов (хотя изучается чаще всего внутри)²⁵⁸, они заселяются «в конце концов», на пике процесса. «Стартовая позиция» — природные местообитания вокруг «ядер» агломераций, либо её подчинённые (малые или средние) города, с большим развитием природных территорий и/или участков «традиционного с/х ландшафта» внутри, т. е. сопоставимые с природными [Лыков, 2009; Лыков и др., 2009; Кузиков, 2013]. Видно, что урбанизация запускается не «давлением» урбосреды напрямую, но его предвестниками в виде «тройки» биотопических изменений (фрагментация, трансформация, контракция) ещё вне собственно города [Фридман, 2010, 2018; Фридман и др., 2016].

Предвестники ведут к опережающей перестройке популяционной организации вида а, значит, и поведения особей в отношении всех трёх изменений ландшафтов и/или связанных с ними фаунистических комплексов, начиная с активного проникновения в изменённую ими среду

²⁵⁸Обычно это «ядра» агломераций, развившихся в данном регионе — Калининград, Москва, Санкт-Петербург, Берлин, Воронеж, Харьков, полицентричных в Донбассе и др.

(«ещё вчера» бывшую экстремальной), жизни и размножения там. Здесь нет никакого сходства с беляевскими норками и лисами, лишёнными возможности выбора среды обитания в диапазоне от «естественной» до «наиболее изменённой» людьми: их популяция пассивно (и крайне «затратно» с точки зрения дилеммы Холдейна) приспосабливается и к жизни в вольерах, и к контактам с людьми²⁵⁹. Птицы, образующие городские популяции, в ответ на то же воздействие могли бы и отступить — как «отступают» от других городов внутри своего ареала. Это создаёт проблему, до сих пор не решённую [Фридман и др., 2016]: почему урбанизация практически всех видов резко различна в регионах, расположенных буквально «бок о бок», где развитость агломераций и уровни численности вида в их «зоне давления» сопоставимы? Есть масса примеров, когда в одном регионе вид давно и успешно освоил урболандшафт, «городские» популяции процветают, а в соседнем это сделать даже не пробует, ведёт себя как пассивный урбанист или урбофоб? Таковы вяхирь в Хамине (Финляндия) и Выборге; певчий дрозд в Люблине и Варшаве, при неудаче урбанизации в Калининграде; рябинник в Кёнигсберге и Мемеле (Клайпеде) в первой половине XX века vs в современном Калининграде, где он полностью урбанизировался (или в городах Литвы, где до сих пор населяет лишь приречные заросли, старые кладбища, парки, избегая застроенных территорий); зелёный дятел *Picus viridis* в Берлине, Варшаве и Ставрополе, с одной стороны, Москве и Санкт-Петербурге, с другой; большой пёстрый дятел *Dendrocopos major* в

259Увы, характерная особенность хозяйственной эксплуатации домашних животных — использование, пока те «в форме», затем забой или выбрасывание «на улицу». Отбор на «дробность» репродуктивного вклада и его обстановочную привязку здесь просто не реализуем. Исключения крайне редки: их-то и предлагает модель самодоместикации, но именно они подрывают её тождество с собственно domestikацией. Так, собак могли докармливать за прошлые заслуги, но чаще выброшенные «на улицу» псы были полезны в роли мусорщиков и сторожей-вахтеров (подымали лай, но не помогали отбиться — на этой стадии одомашнивания застал индейских собак У.Рейли и тут же потряс индейцев эффективностью правильной хозяйственной эксплуатации: английские собаки могли выслеживать дичь, индейские — нет). Даже с искусственным отбором по родословным (уже у арабов для лошадей) реализовать domestikантам попутный отбор на дробность маловероятно.

Культурные растения находятся в иной ситуации, здесь человек эксплуатирует само переключение с роста вегетирующей массы на запасание. Наиболее экстремально оно выражено у одно- и двулетников (снова никакой возможности отбора на дробность). Поэтому они и стали основой сельского хозяйства, а садоводство играло подчинённую роль, хотя хлеб можно выпечь из муки желудей или сушеных абрикосов. Исключения снова крайне редки: либо растение надо использовать целиком (кокосовая пальма в Океании), либо переключение можно стимулировать рубкой (бананы), либо его никак не простимулируешь (гевея, но тогда растение используют как животное — пока «в форме»). Пчелы оказываются в промежутке между животным и растительным типами окультуривания, однако у них толерантность к человеку заменяет дымарь. Итак, «самодоместикация» оказывается domestikацией, к которой добавили нечто, меняющее её суть.

Москве и Санкт-Петербурге; сорока в Москве vs Туле, Тамбове и Рязани, чьё заселение шло в разные десятилетия и пр. [Evans et al., 2009; Шукшина, Гришанов, 2014; Гришанов, Шукшина, 2015; Фридман и др., 2016; Лыков, 2017].

Заключение

Следовательно, попытки объяснить «доместикацией» множественные различия поведения / индивидуальности особей в «городских» vs «лесных» популяциях игнорируют главное. Отбор на толерантность к людям и технике (потом дружелюбие, потом и активное использование) вместо прежней настороженности, страха и избегания, конечно, идёт в обоих случаях. Но он действует в иной обстановке — предполагающей активное к ней отношение, дальние перемещения по градиентам изменённости среды, свободу выбора местообитаний и/или разнотипных видовых группировок в городах vs пассивное «претерпевание» людей, их действий в отношении животного, вольер и прочего искусственного окружения. Игнорирование этой разницы ведёт к «непримечанию слона» — разного направления поведенческих изменений (среди прочего трансформирующих индивидуальность особей) при урбанизации вида vs при одомашнивании, реализации разными морфологическими изменениями, на иной и несходной генетической подоснове [Брагин и др., 2019аб; также глава 2.7]. Параллели с доместикацией возможны только для некоторых видов, происходящих из скального ландшафта и/или до проникновения в города связанных с посевами с/х культур, сельскими населёнными пунктами и пр. Это каменка *Oenanthe oenanthe*, горихвостка-чернушка, канареечный вьюрок, домовый воробей, касатка *Hirundo rustica* и воронок *Delichon urbica*, сирийский дятел, хохлатый жаворонок *Galerida cristata*, коноплянка *Linaria cannabina*, щегол *Carduelis carduelis* и пр., см. выше. Для них урбосреда не столь экстремальна, поскольку они находят точный аналог исходных местообитаний, проблема только с приспособлением к людям и технике (там уже начинающимся). Для данной категории видов освоение города создаёт или усиливает уже возникшую синантропность (отличающуюся от синурбанизации, см. далее), почему и возможны сопоставления с доместикацией.

Далее мы подробно рассматриваем эти различия для демонстрации а) их существенности и б) происхождения от разных видов отбора: на устойчивость к средовому стрессу при урбанизации и так называемого дестабилизирующего отбора²⁶⁰ при урбанизации.

²⁶⁰название неудачное, вызванное веером следствий одной причины — в морфологии, нейробиологии, гормональном фоне, поведении и т. д., кажущихся неопределённой изменчивостью, но лишь кажущихся. Дестабилизации признаков, находящихся под отбором,

Глава 5

Поведенческие изменения в «городских» популяциях птиц — нет общего с одомашниванием

Резюме

Обсуждаются отличия поведенческих изменений при урбанизации «диких» видов птиц и млекопитающих от доместикационных. Анализ агрессии, оборонительного, исследовательского поведения, отношения к новизне «городских» птиц показывает, что они не делаются ни «добрей», ни «доверчивей» (как это случилось с домашними животными). Даже наоборот: агрессия возрастает, вместе со смелостью и лучшим отреагированием потенциальной опасности, более точной дифференциацией её от «просто беспокойства», к которому они делаются индифферентней. Крайне популярный сейчас показатель дистанции взлета отражает не первое, а второе, его уменьшение (в среднем) в городах — признак большей устойчивости популяционной системы к средовому стрессу, но не роста доверчивости к конкретным проблемам/опасностям.

По мере урбанизации вида повторяемость поведения птиц падает. Агрессия, смелость, бегство от потенциальной опасности (или наоборот, принятие риска, исследование новых мест и объектов) здесь характеризуют не индивидов, а ситуации, всё поведение делается максимально гибким, контекстуальным, при лучшем распознавании специфики ситуации, выборе способа действия, более точном «дозировании» реакций по цели. В этом и состоит развивающая роль урбосреды.

Урбанизация разрушает поведенческий синдром (существующие в исходных популяциях коррелятивные связи между исследованием, смелостью, агрессией, принятием риска, режой и другими параметрами). Запуски связанных с ними форм поведения у «городских» птиц взаимно независимы, в противоположность «сельским». Это максимизирует точность выбора поведения в проблемной ситуации и его переключения сообразно обстановке, что противоположно изменениям, связанным с доместикацией, и несовместимо с их объяснением на основе модели Д.К.

т. е. увеличения дисперсии при неизменной средней, здесь так и не происходит — лишь направленный сдвиг, хорошо видный на графиках. Увеличение вариабельности, если где и отмечено, легко объясняется установлением новой нормы реакции у доместичированных особей, более широкой вследствие большей ресурсообеспеченности, менее «напряжённого» существования сравнительно с дикими предками [Трут, 2008, 2009; Agnvall et al., 2015].

Беляева. Отождествление тех и других — ошибка, основанная на ложной аналогии. Средневековая фраза «городской воздух делает свободным» верна и для поведения «городских» птиц и млекопитающих (тем верней, чем больше времени прошло от начала урбанизации). Показано, что образование городской популяции и обретение ею устойчивости идут без снижения осторожности к человеку и технике. Иногда она даже увеличивается, и падает только потом, по завершению урбанизации, когда сильно выросла численность вида.

Цель главы — описать изменения поведения «диких» видов птиц, отчасти млекопитающих при урбанизации, их разноаспектность и системный характер. Одновременно показывается непригодность распространённых сейчас отождествлений урбанизации «диких» видов позвоночных с domestikацией домашних, ради попыток использования второй как объяснительную модель для первой [Фридман, 2021]. Ключевое звено данных отождествлений: объяснение неизменного сокращения дистанции взлёта «городских» птиц сравнительно с «сельскими» или «лесными» отбором на доброжелательность к людям — [Møller, 2010, 2014; Møller et al., 2008, 2012, 2015]. Если вынуть его, распадется вся цепь, и сделать это необходимо — за внешним сходством здесь скрыты разные причины.

5.1. Урбанизация не меняет отношения к реальной опасности

Главное в одомашнивании — отбор на позитивное восприятие людей, вольера и т. п. искусственной обстановки, организующей жизнь животных, толерантность к её вариациям, прочие изменения фенотипа происходят по корреляциям [Трут, 2007]. Для «диких» предков сам человек, искусственность и непредсказуемость обстановки — это опасность, «включающая» оборонительное поведение: сперва настороженность, потом бегство, при невозможности избежать — агрессию, и всегда сильный стресс. Их одомашненные потомки эти же обстоятельства воспринимают положительно и активно используют в поведении, от побуждения к «социальным подсказкам» до постановки лап на вольерную сетку беляевских лис [Hare et al., 2012; Хейр, Вудс, 2014; Nawroth et al., 2016]. Психофизиологические изменения, созданные отбором, «превратили Савла в Павла»: животные стали «добрее» и «доверчивее» к объектам, ранее вызывавшим страх и агрессию.

Сходным образом объясняется неизменное сокращение средней дистанции взлёта²⁶¹ при урбанизации разных видов птиц. Видовые различия в экологии здесь нивелируются по мере освоения «рукотворных ландшафтов», а особенно городов: перекрытие кормовых и пространственных ниш растёт пропорционально степени их трансформации вплоть до полной неразличимости [Фридман, Суслов, 2018]. Межвидовые различия в психике (в степени неophobia, смелости, исследовательском поведении, инновативности, в прочих качествах, значимых в освоении новой и экстремальной среды), напротив, вполне сохранны, хотя изменяемы урбанизацией. Что особенно видно в реакции на новизну задержкой во времени перед началом кормёжки на новых кормушках (данные по разным польским городам [Tryjanowski et al., 2015, 2016]) и на знакомых кормушках с новым, пугающим птиц объектом. Второе изучено в связи с инновативностью у 9 видов птиц о.Барбадос: трёх голубиных — *Zenaida aurita*, *Columbina passerina* и *Patagioenas squamosus*, шести воробьиных — танагр *L.barbadensis* и *Tiaris bicolor*, трупиялов *Quiscalus lugubris* и *Molothrus bonariensis*, тиранна *Tyrannus dominicensis*, цветочницы *C.flaveola* [Ducatez et al., 2017].

В таких объяснениях полагают по умолчанию, что в «сельских» или «лесных» популяциях появление человека (собак, техники) было опасностью, вызывающей настороженность, тревожные крики и бегство при большем сближении. Мол, особи там адаптированы к дальнему обнаружению и немедленному избеганию подобных контактов, что отражается в значительной величине дистанции бегства, оцениваемой в подходах наблюдателя к птицам²⁶² [Møller, 2008, 2014; Blumstein, 2014].

261Причём у тех видов, где это специально исследовали, масштаб уменьшения сильно зависит от величины города, освоенного птицами [Møller, 2008, 2014; Møller, Ibáñez-Álamo, 2012; Morelli et al., 2018], и плотности пешеходов в местах пребывания, однако не связан с величиной парка, сохранностью местообитаний и пр. характеристиками самих экосистем (6 видов в оригинальных работах [D.Blumstein, 2014; Mikula, 2014]; 32 вида в мета-анализе Samia et al. [2017]). Оно пропорционально времени, прошедшему с начала урбанизации, однако не связано с величиной мозга самих птиц, хотя эта последняя и/или величина оптической доли — хороший предиктор дистанции взлёта в исходных популяциях (42 в мета-анализе Symonds et al. [2016, fig.3-5].

262Наблюдатель движется навстречу птице спокойным шагом с постоянной скоростью без остановок. Дистанция отмечается в момент взлёта в шагах, затем её переводят в метры. Учитываются лишь случаи, когда птицы видят наблюдателя издали, и расстояние до них значительно. Перебегание, перепархивание и пр. не учитывается. В случае с дятлами (большой, белоспинный, малый в лесах или парках Москвы, пригородных лесах региона) мы учитывали расстояние, на котором часть птиц, прервав прежнее поведение, уходит за ствол (оно устойчиво меньше дистанции взлёта), и % подобных реакций, но не расстояние, с которого при дальнейшем подходе дятел всё же взлетал. Неточность оценок компенсирована увеличением числа подходов. Для репрезентативности данных дистанции определяли в максимально разнообразных условиях — для разных особей, разных поселений вида, в разные годы и месяцы, при разной погоде, для птиц разного статуса, пола и возраста и пр.

Дальше считается, что давление отбора, «сделавшее» ручными беляевских лис, по ходу урбанизации изменяет психофизиологию птиц в ту же сторону. Прежде опасное делается безразличным, а затем вызывает позитивное отношение: люди, их постройки и техника толкают к исследованию и использованию «в интересах» животного. Придерживаясь этой теории, естественно полагать сокращение дистанции взлёта у «городских» птиц мерой урбанизации. В её рамках (но только в них!) оно показывает, насколько страх и стресс «претворились» в позитивное отношение [Møller, 2009, 2010; Carrete, Tella, 2011, 2017]. Так, сравнением изменений дистанции взлёта в 714 «сельских» и «городских» популяциях 159 видов птиц на широтном градиенте с севера на юг Европы (n=12495) показано, что у тех и других она сокращается, коррелируя с меньшим обилием хищных птиц. Однако они тоже урбанизируются, и многие виды в городах многочисленней, чем в исходных ландшафтах [Фридман, Ерёмкин, 2009, с.25-26; Фридман и др., 2016]. Дистанция взлёта *при подходе человека* у «городских» птиц везде ниже, чем у «сельских», но разность между ними в южной Европе при *большем* обилии хищников *больше*, чем в Центральной и Северной, а не меньше, как следует из рабочей гипотезы авторов, не заметивших это несоответствие ей результатов работы [Diaz et al., 2013]. Исходя из межвидовых сравнений Diaz et al. [2013] также рассматривают различия дистанций взлёта как предикторы разной предрасположенности видов к урбанизации, чем она меньше — тем более (сравни с [Møller, 2010, 2014]). Увы, другие их данные показывают поверхность этого сходства.

Анализ зависимости оборонительного поведения «городских» vs «сельских» птиц при отлове людьми от их уязвимости к нападениям кошек или перепелятников вроде показывает снижение страха у первых²⁶³ (данные по 15 видам, 1132 особям в Гранаде (Испания) и Brønderslev (Дания) [Møller, Ibáñez-Álamo, 2012]). В руках они реже стараются вырваться, реже клюются (для авторов — признак сниженной агрессивности, хотя это сомнительно), чаще остаются неподвижно лежать на открытой ладони. Однако они чаще издают тревожные крики (т. е. лучше квалифицируют случившееся как «поймку хищником») и «крики ужаса», чаще теряют перья, т. е. сильнее стрессированы [Møller, Ibáñez-Álamo, 2012, table 1-2]. Попытки вывести эти различия из уязвимости к нападениям кошек или перепелятников неудачны. Для большинства поведенческих переменных (табл.1-2 в: [Møller, Ibáñez-Álamo, 2012]) влияния данных факторов не найдено, за исключением частоты потери перьев и клевков при поимке, с влиянием риска нападения кошек в первом случае и перепелятников во втором. Причём уязвимости к этим

(это так называемая максимально гетерогенная выборка).

263Эти различия не универсальны, см. исследование *P.major* выше [Senar et al., 2017]

опасностям отрицательно коррелируют между собой, а изменения поведения между «городскими» и «сельскими» особями однонаправленны. Наконец, различия тех и других по частоте потери перьев коррелируют с риском атаки перепелятника, но *отрицательно*: он ниже именно там, где перья теряют чаще [Møller, Ibáñez-Álamo, 2012, fig.1]. Межгрупповые различия в частоте клеваний руки лучше объяснимы временем с момента урбанизации, чем опасностью «здесь и сейчас» [Møller, Ibáñez-Álamo, 2012, fig.1, 2].

Действительно, наследуемость *укороченной* дистанции взлёта «городских» кроличьих сычей значимо ниже, чем вне города (в 2-3 раза, в зависимости от метода установления [Carrete et al., 2016]). Этот вид-специалист открытых травянистых ландшафтов стал успешным синурбанистом по всему ареалу, в США и в Южной Америке. Его «городские» популяции жизнеспособнее «сельских»: там повышены выживаемость, репродуктивный успех, они растут численно несмотря на застройку и иные (для птиц негативные) изменения урбосреды [Rebollo-Ifrán et al., 2017; Baladron et al., 2020]. Индивидуальная повторяемость дистанции взлёта кроличьего сыча выше, чем у других видов, т.е. именно здесь она максимально характеризует особь, а не ситуацию. Однако наследуемость при урбанизации *падает*, показывая большую ситуативность данного показателя у «городских» сычей сравнительно с «сельскими» [Carrete, Tella, 2013, 2017] — так же как для других видов. Эти данные ярче всего демонстрируют фиктивность отбора «на доброжелательность» к людям и новизне при урбанизации или, как минимум, неадекватность попыток его исследовать, используя уменьшение дистанции взлёта [Møller, Díaz, 2018; Geffroy et al., 2020]. Так загрязнение воздуха не определить по запаху, хотя обращаешь внимание в первую очередь на него.

5.2. Урбанизация усиливает агрессию

Доместицированные виды в сравнении с «дикими» предками действительно делаются «добрей» и «доверчивей» к людям и обстановке, ими созданной и изменяемой. «Городские» птицы и млекопитающие — скорее наоборот: с ростом «смелости» их агрессивность²⁶⁴ чаще всего увеличивается, в ответ на специфические стимулы и просто на

264Большой минус анализа в цитируемых ниже работах — там повсеместно идёт речь об агрессивности «вообще», авторы игнорируют качественные различия агрессии к конспецификам (территориальной или связанной с доминированием-подчинением в группах) и к хищникам, гнездовым конкурентам *etc.*, хотя они многократно подтверждены этологическими экспериментами [Ryabitshev, 1995].

беспокойство (так называемый *urban wildlife syndrome*²⁶⁵ [Parker, Nylon, 2008; Evans et al., 2010; Lowry et al., 2013]). Единственный аспект, в котором агрессия безусловно снижается у птиц и млекопитающих — образование скоплений высокой плотности при кормлении, на гнездовании и т.д. ситуациях, особенно вызванных «точечностью» подходящих городских территорий. В сравнении с сельскими популяциями, здесь выше терпимость к близости конспецификов, агрессия более или менее замещена персонализированными взаимоотношениями или безразличием (в анонимных скоплениях). Это поведенческий островной эффект (англ. *island effect*), описанный у «городских» млекопитающих, рептилий [Baxter-Gilbert, Whiting, 2019] и особенно птиц. Сопряжение ситуативного роста терпимости в одних ситуациях взаимодействия с конспецификами с общим подъёмом агрессии в других отражает лучшую переключаемость агрессивности «городских» особей сообразно ситуации [Garroway, Sheldon, 2013; Lowry et al., 2013; Hardman, Dalesman, 2018]. Её проявление сильнее всего зависит от конфигурации «архипелага» видовых биотопов, размеров и связности «островов», изменённости их растительности или плотности населения, но не от специфики вида. Это же верно и для подъёма агрессивности, сопряжённой со смелостью, у «городских» особей [Parker, Nylon, 2008, 2012].

Следы от укусов у «городских» ящериц водяных легуанов *Intellagama lesueurii* встречаются чаще, чем в полуприродных и природных биотопах, но лишь у самцов. У самок они отмечаются чаще в полуприродных биотопах сравнительно с природными, но не при переходе в городские. Сила укуса «городских» особей, однако, не увеличивалась, как это бывает у ящериц с ростом агрессии, вызванным переуплотнением. Учитывая подъём плотности населения по градиенту урбанизации «вверх» и специфику социальной организации вида²⁶⁶, урбанизация

265Не всегда: она снижена у «городских» северных кардиналов *Cardinalis cardinalis* (оценка по интенсивности атак и агонистических демонстраций при подстановке чучела конспецифика того же пола). У них же значимо увеличены смелость, готовность исследовать новое помещение (оценка частотой прыжков и перелётов), однако снижены: страх приближения к новым объектам в контексте кормления и в знакомом пространстве, уровень кортикостерона при поимке (он и слабей поднимается при предъявлении стрессора). Однако «сельские» особи, более агрессивные к конспецификам, медленней восстанавливают активность (т. е. хуже преодолевают страх) после предъявления модели перепелятника Купера вместе с криком тревоги острохлых синиц *Baeolophus bicolor*, к которому кардиналы чувствительны [Huang et al., 2020].

266самцы охраняют территории, перекрывающиеся с неохраемыми участками нескольких самок (образующих группы дружественных особей) или используют стратегию «рейнджеров», ради контактов с самками вторгающихся на подобные территории особей и отступающих при отпоре. В обоих случаях социальные отношения самцов структурированы конкуренцией за самок.

усиливает агрессию не «вообще», но в ситуациях, и ранее значимых для последней [Baxter-Gilbert, Whiting, 2019]. Большая агрессивность при охране гнезда и смелость по отношению к людям во время кормёжки показаны для городских лысух *Fulica atra*. Выраженность обоих различий пропорциональна времени с начала урбанизации; напротив, стрессированность и использование антропогенных кормов у них не менялись. Лысухи направленно выбирали территории, позволяющие вырастить больше птенцов, «оценивая» структуру растительности по качеству укрытия будущего гнезда и подходов к нему. Лучшие они занимали дольше, там держались устойчивей и защищали агрессивней. Однако источники антропогенных кормов так не оцениваются [Minias, Janiszewski, 2016; Minias et al., 2017, 2018]. У чёрного коршуна *Milvus migrans* в разных префектурах вокруг залива Сагами (Япония) интенсивность атак на человека и территориальная агрессия возрастают на более урбанизированных территориях, т. е. при меньшей площади лесных и сельхозландшафтов, приходящейся на птицу (кроме рисовых чеков [Galbreath et al., 2014]). Рост агрессии вместе со смелостью отмечен у «городских» певчих воробьёв *Melospiza melodia* сравнительно с «сельскими» [Scales et al., 2011], что сопряжено с большим уровнем кортикостерона, общим или увеличивающимся в ответ на стрессор [Davies et al., 2017]. Однако уровень тестостерона в «городских» популяциях не увеличен или (в меньшем числе случаев — у чёрных дроздов, певчих воробьёв) даже снижается [Fokidis et al., 2011; Bonier, 2012, table 2; Partecke, 2014; Davies, Sewall, 2016; Davies et al., 2017]. Видимо, это общее правило.

Т.е. гормональные изменения при урбанизации, в отличие от доместикиции, чаще всего независимы от поведенческих или морфологических. Это часть разрушения (реже перестройки) синдрома, формирующего индивидуальность птиц в исходных популяциях: так их поведение делается не просто разнообразным, но, главное, много менее инерционным и более комбинаторным. Выбор поведения в следующие моменты (в том числе и агрессии) здесь меньше канализирован предыдущей активностью и её мотивацией, при облегчённом переключении к другим её видам, не «продолжающим» данную, но альтернативным ей, в первую очередь противоположно разрешающим самый важный в урбосреде конфликт «приближение — бегство», вроде неофобии vs неофилии, агрессии vs бегства, отступления vs смелости, бегства vs приближения с исследованием. Во внегородских популяциях такое переключение затруднено ввиду отрицательной обратной связи между поведенческими альтернативами в рамках «синдрома», и положительной — реализуемого поведения с уровнем мотивации, поддерживающим его проявление. У «городских» птиц первое более или

менее эмансипировано от второго — как это присуще ритуализованным демонстрациям всех видов птиц независимо от урбанизации [Фридман, 2013].

Агрессивный ответ на проигрывание песни также усилен у «городских» больших синиц сравнительно с «лесными», однако сильнее варьирует в разные дни, в разной обстановке, в разных районах города и пр. [Hardman, Dalesman, 2018]. Что независимо подтверждается данными о большей интенсивности у них 1) тревожной вокализации (обусловленной готовностью окрикивать хищника, не боясь его атаки) и 2) клевков при взятии в руки [Senar et al., 2017]. «Городские» кроличьи сычи агрессивней по отношению к хищнику, чью пластиковую модель ставили у входа в нору: меньше времени проходит до появления птиц у неё и начала агрессивных демонстраций/атак. Они также менее неохотливы (быстрее исследуют новый корм) и терпимей по отношению к человеку (подпускают ближе), у них сильнее корреляция между принятием риска (отражённым в падении дистанции взлёта) и исследованием, но разорвана связь между дистанцией взлёта и атакой на хищника. Птицы с меньшей дистанцией взлёта быстрее используют новый корм; активней исследующие активней и в атаке на хищника. Урбанизация ликвидирует поведенческий синдром, бывший во внегородских популяциях сычей, и создаёт качественно иной [Carrete, Tella, 2017, table.2-3]. Сходный рост территориальной агрессии в ответ на проигрывание песни/попыток конспектирования показан у пятнистого кривоногого пересмешника *Toxostoma curvirostre* и черноголового тауи *Melospiza aberti*. Оба исходно связаны с растительностью пустыни, но освоили г.Финикс в штате Аризона. У «городских» птиц ниже латентный период сближения с «нарушителем», длительней выдача специфических ответов на «вторжение» (пяти разных типов); неспецифические ответы, в том числе признаки общего возбуждения, значимо не отличались [Fokidis et al., 2011, table 2-3, fig.1].

У пересмешника интенсивность ответа на проигрывание значимо выше там, где остались большие площади пустынной растительности, ниже — где она в основном экзотическая, у тауи — в местах с большей плотностью населения. Интересно, что рост ритуализованной агрессии при урбанизации произошёл без значимых изменений уровней тестостерона и кортикостерона. Ситуативные изменения территориальности обоих видов с последними также не связаны. Однако поимка и взятие в руки «городских» пересмешников снижает их общий уровень тестостерона значимо сильнее, чем «пустынных». Она же повышает уровень общего и свободного кортикостерона значительней у «городских» тауи, т. е. они больше стрессируются реальной опасностью [Fokidis et al., 2011].

Подъём агрессии отмечен в урбанизированных популяциях двух австралийских видов²⁶⁷: вороны-свистуна *Gymnorhina tibicen* и черношапочной манорины *Manorina melanocephala*. 71% первых атакуют кого-то из трёх видов нарушителей их гнездового участка — прохожих, велосипедистов или почтальонов, треть непременно гоняет пешеходов. Распознавая людей индивидуально, вороны особенно агрессивны к некоторым из них, ассоциируемым с реальной опасностью. Сходная дифференциация нарушителей, с более интенсивной реакцией на «особо опасных» в дальнейшем, выявлена у «городских» многоголосых пересмешников. Птицы запомнили наблюдателей, в течение 4-х дней подходивших к гнездовому дереву, стоявших там 30 с и 15 с, и касавшихся рукой гнезда. Потом на них пересмешники реагировали всё агрессивней, обнаруживая издали (с 14 м.) при равнодушии к обычным пешеходам, в том числе шедшим прямо под деревом [Levey et al., 2009; Lowry et al., 2013]. Урбанизация изменяет реагирование манорин на беспокоящий стимул — громкий глухой звук, сходный с работой индустриального прессы (80 дБ, на 15 дБ больше обычно используемых в изучении антропогенного шума). В Мельбурне с окрестностями их привлекали криком «на хищника», включённым в агрессивный ответ на опасность вместе с некоторыми демонстрациями [Lowry et al., 2011, table 1]. Наблюдатель отмечал число прибывших птиц, выбирал каждую вторую слева в группе, и дальше прослеживал её поведение в ответ на шум (проигрываемый с перерывом в 3 с после 40 с криков) или в контроле (ничего не делали, лишь наблюдали). Хронометраж вёлся издали и неброско одетыми, чтобы на птиц влияли лишь звуки [Lowry et al., 2011].

Реакция черношапочных манорин на оба стимула задана известным конфликтом «нападение-бегство». «Соотношение сил» обоих побуждений у данной конкретной птицы ясно отражено в поведении [Lowry et al., 2011, table 1]. Максимум «бегства» проявляется в отлёте на >5 м, его уменьшение — в отлёте на дистанцию покороче; ещё меньший уровень — когда птица, взлетев, не отлетает прочь, а делает полёт-прыжок, приземляясь на то же место или другое, но не далее метра. Примерное равновесие побуждений выражено интенсификацией осматриваний: оставаясь сидеть, птица усиленно вертит головой. Превалирование агрессии видно уже по специфическим демонстрациям и крикам: «заострённой» позе с прижатым оперением, тело, шея и клюв наклонены вниз и вытянуты вперёд, к источнику проблем. Часто птицы издают тот самый крик «на хищника», которым их привлекли. При дальнейшем

²⁶⁷Австралийские города вообще отличаются повышенной агрессивностью видов, освоивших их успешней прочих. К уже названным надо добавить майну, серёжчатого медососа *Anthochaera carunculata*, молуккского ибиса, солдатского чибиса и сорочьего жаворонка *Grallina cyanoleuca* [Lowry et al., 2013].

подъёме агрессии птица (оставаясь такой же вытянутой) раскрывает крылья, сгибает в суставах запястья и машет ими вверх-вниз, с поднятым вверх хвостом, открытым клювом и непрерывными криками. Максимум агрессивности выражен в движении к источнику проблем в «сгорбленной» позе с прижатым оперением (тело обращено к нему, но голова и клюв — вниз), с прыжками или полётом-прыжками. Дальше идут активный подлёт и атака. Lowty et al. [2011] отметили повышенную реактивность «городских» манорин при проигрывании криков «на хищника». Они реагируют более коллективно: чаще всего приближаются группами >10 особей (35% случаев против 5%) и наоборот, группами <5 и 5-10 птиц приближаются реже (22,5% и 0% у первых, по 47,5% у вторых). «Лесные» манорины на беспокоящий звук реагируют в основном избеганием (летит прочь половина, у «городских» 22,5%), «городские» же демонстрируют интерес, приближение и спаянную с ними агрессию (треть птиц против 5% у «лесных»). Большая интенсивность испуга «лесных» манорин также отражена в большей дистанции слёта: далее 5 м улетает одна из 9 «городских» птиц и 13 из 19 «лесных». Примерное равенство конкурирующих побуждений у тех и других встречено одинаково часто [Lowty et al., 2011, table 2].

Вообще «городские» манорины возбудимее «лесных»: 15% первых и лишь 7,5% вторых меняло поведение в контрольной ситуации, т. е. просто спонтанно и независимо от стимуляции (лишь вследствие присутствия в новом месте), хотя большинство было индифферентно. В опытной ситуации лишь один «городской» медосос из фокальных птиц (но большинство «лесных») слетел с дерева, на которое они прибыли. «Городские» значимо чаще интересовались источником звука и исследовали его (помимо агрессии); рост смелости и исследовательской активности у них может быть следствием больших плотности населения и размера колоний. Для больших синиц показано увеличение того и другого в присутствии компаньона [Lowty et al., 2011]. Агрессивный ответ на угрозу гнезду выявлен и в других урбанизированных популяциях, что контрастирует с тревогой и бегством в исходных [Jones, 2008; Levey et al. 2009]. В случае медососов стимул, использованный для её вызывания, был им неизвестен, не связан прямо с людьми и сам по себе не давал информации, опасен он или нет, в отличие от видимого движения очевидных угроз, использованных в прочих работах. Поэтому привыкание к нему при жизни в городе маловероятно, что ведёт к выводу о качественном изменении мотивационной подосновы поведения при урбанизации [Lowty et al., 2011].

Увеличение агрессивности «городских» птиц не всегда заметно, т. к. они лучше дозируют «выплеск» агрессии по цели, последний сильнее зависит от контекста. Уменьшение повторяемости агрессии отражает её

превращение из индивидуальной характеристики в преимущественно ситуативную²⁶⁸ [Hardman, Dalesman, 2018]. В эту же сторону меняются другие параметры поведения «городских» особей, прежде всего дистанция взлёта, неофобия/неофилия, смелость и готовность исследовать новые территории, объекты и т.д. Так, на юго-западе Аргентины сравнивали привыкание «городских» vs «сельских» кроличьих сычей к движению наблюдателя в сторону птиц, сидящих у гнездовой норы. Он вызывает страх и/или агрессию, оцениваемые дистанцией взлёта или баллами по пяти видам реакций: вокализациям, поклонам, распушению перьев с раскрытием крыльев (как бы пытаюсь стать больше), угрожающему полёту и демонстрации «ныряющей атаки». Этот ряд отражает рост агрессивности владельца соответственно увеличению угрозы гнезду. Опыт с подходом ставили в двух вариантах: 1) в течение 9 дней подряд (по утрам) и 2) по 5 раз в один день с перерывом на 50 мин, фиксируя, будет реакция усиливаться или, наоборот, ослабляться после того, как выяснена безопасность объекта [Cavalli et al., 2018].

Дистанция взлёта «сельских» сычей в 1) была выше, но укорачивалась в первом варианте опыта (однотипно у самок и самцов); у «городских» она много ниже и неизменна. В 2) она укорачивалась в обоих популяциях, но более выраженно у «сельских» сычей. Однако «городские» сычи значимо агрессивнее к хищникам, связанным именно с урбосредой, вроде собак; правда, в обоих популяциях агрессия сходно растёт на протяжении жизненного цикла. Везде самки *A.cunicularia* агрессивней самцов реагируют на потенциальную опасность у гнёзд, однако не найдено значимых различий в агрессии между популяциями и повторностями в обоих вариантах опыта [Cavalli et al., 2018]. Результат отражает общее правило: видовые сигналы в полной мере сохраняют семантику и эффект в урбосреде, вопреки её зашумлению и обилию разнотипных «помех» коммуникации — машин, прохожих, громких звуков etc. [Phillips, Derryberry, 2018; Akçay et al., 2020a]. Если они и меняются в частоте, интенсивности, других особенностях выдачи, то чтобы сохранить инвариант формы вопреки «шуму» в канале связи [Akçay, Beecher, 2019]. В одной и той же ситуации «городские» птицы чаще используют ритуализованные демонстрации, позывы, «тихие» песни, т. е. сигналы, действующие на короткой дистанции, в сравнении с дальнедействующими, прежде всего рекламным пением. Способность обнаружить захватчика, самку и других значимых адресатов демонстративного поведения при этом неизменна [Ríos-Chelén et al., 2015; Narango, Rodewald, 2018; Grabarczyk, Gill, 2019]. Зашумлённость урбосреды также увеличивает агрессию, ведёт к большей интенсивности

²⁶⁸За некоторым исключением, вроде реакции гнездовых пар кроличьих сычей на возможного хищника у норы [Cavalli et al., 2016].

специфических ответов на проигрывание пения конспецификов [Akçay et al., 2020b].

Следовательно, у «городских» сычей укорочено последствие привыкания к потенциальной опасности: раз возникнув, оно проявляется в разные моменты одного дня, но не в разные дни. Что вполне адаптивно — ситуация вокруг «городской» птицы за сутки может резко меняться: скажем, появятся подросток или кот, реально опасные для них и гнезда. Вокруг «сельских» птиц это менее вероятно: и меньше людей, кошек, собак оказывается на участке в единицу времени, бедней и разнообразие их намерений. Авторы делают вывод, что «городские» сычи пластичней, и быстрее «перестраивают» активность соответственно ситуации, чем «сельские» [Cavalli et al., 2018]. Описан неслучайный «переток» *A.cunicularia* между обоими популяциями, показывающий, что особи именно с данными качествами предпочтительно заселяют город из региона и/или, родившись там, остаются в нём. Поэтому большая филопатрия «сельских» сычей коррелирует с их индивидуальностью (большими неофобией и страхом перед людьми); напротив, у «городских» филопатрия не связана с индивидуальностью, но пропорциональна плотности поселений [Rebolo-Ifrán et al., 2015; Luna et al., 2019].

5.3. Разрушение поведенческого синдрома при урбанизации

Большая гибкость/контекстуальность «выдачи» разных форм поведения «городских» птиц везде сопрягается с направленным изменением при урбанизации «среднего уровня» связанных с ними качеств особи. Основные тенденции этих последних описаны в табл. 3. С одной стороны, поведенческие изменения в ответ на проблемную ситуацию (вроде прикрепления к привычной кормушке с двух сторон цветных пластиковых стержней, шара или трёх шаров с разных сторон) в урбосреде сильно зависимы от особенностей обстановки, вроде расстояния от источников антропогенного корма, вроде отелей и пикниковых точек в цитированном исследовании 9 барбадосских видов [Ducatez et al., 2017]. С другой, сами поведенческие изменения при урбанизации устойчивы и однонаправлены: дистанция взлёта/неофобия падают, смелость/неофилия растут, как и инновативность, готовность исследовать новое пространство или объект, причём «городские» особи обследуют интенсивней, и движутся быстрее, но менее тщательно, и т. д. см. главу 3.

Таблица 3

Поведенческие изменения в «городских» популяциях позвоночных

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
---	----	-----	----	---	----	-----	------

Агрессия						
15 разных видов птиц	↑ ²⁶⁹	П	П	ни	ни	Møller, Ibañez-Alamo, 2012
Американская ворона	нз	П	П	ни	ни	Knight et al., 1987
Черноголовая манорина	↑	П	П	ни	ни	Lowry et al., 2011
Лебедь-шипун	↑	П	П	ни	ни	Jozkowicz, Gorska`-Klek, 1996
Певчий воробей	↑	П	П	ни	да	Evans et al., 2010
Певчий воробей	↑	П	П	ни	да	Scales et al., 2011
Тревога						
15 видов птиц	↓	П	П	ни	ни	Møller, Ibañez-Alamo, 2012
Американская ворона	↓ на дальней дистанции, ↑ на ближней дистанции	П	П	ни	ни	Knight et al., 1987
Чернохвостая луговая собачка	↓	П	П	ни	ни	Adams et al., 1987
Чернохвостая луговая собачка	нз	П	П	ни	ни	Magle et al., 2005
Серая белка	↑	П	П	ни	ни	Partan et al., 2010
Бегство						
5 видов птиц	↓	П	П	ни	ни	Clucas, Marzluff, 2012
10 видов птиц	↓ (3 вида нз)	П	П	ни	ни	Cooke, 1980
42 вида птиц	↓	П	П	ни	ни	Carrete, Tella, 2011
44 вида птиц	↓	П	П	ни	ни	Møller, 2008
62 вида птиц	↓	П	П	ни	ни	Møller, Tryjanowski, 2014
Американская ворона	↓	П	П	ни	ни	Knight et al., 1987
Чернохвостая луговая собачка	↓	П	П	ни	ни	Adams et al., 1987
Чернохвостая луговая собачка	↓	П	П	ни	ни	Magle et al., 2005
Обыкновенная сорока	↓	П	П	ни	ни	Kenney, Knight, 1992

269Стрелка вверх — данный параметр возрастает/усиливается в городской популяции сравнительно с исходной, вниз — он сокращается/ослабевает, нз — нет значимых различий.

Кроличий сыч	↓	П	П	да	ни	Carrete, Tella, 2013
Жаба-ага <i>Rhinella marina</i>	Нз (новый вид жертвы), нз (новый объект)	Л	П	ни	да	Candler, Bernal, 2015
Капская земляная белка <i>Xerus inauris</i>	↓	П	П	ни	ни	Chapman et al., 2012
Обыкновенная майна	↓	П	П	ни	да	Ashlee McGiffin, 2013
Серый юнко	↓	П	П	ни	ни	Atwell et al., 2012
Восточная серая белка	↓	П	П	ни	нет	Engelhardt, Weladji, 2011
Чёрная белка	↓ взрослые	П	П	ни	ни	McCleery, 2009
Садовый сцинк	↑	П	П	ни	ни	Prosser et al., 2006
Мексиканский чечевичник	↑	П	П	ни	да	Valcarecel, Fernandes-Juridic, 2009
Сорочий жаворонок	↓	П	П	ни	ни	Kitchen et al., 2010
Черношапочная манорина	↓	П	П	ни	ни	Lowry et al., 2011
Певчий воробей	↓	П	П	да	да	Evans et al., 2010
Певчий воробей	↓	П	П	да	да	Scales et al., 2011
Фолклендский зуёк	↓	П	П	ни	ни	St Clair et al., 2010
Белолобый зуёк	↓	П	П	ни	ни	Baudains, Lloyd, 2007
Лесной сурок	нз	П	П	ни	да	Lehrer et al., 2012
<i>Porcellus laevis</i>	↓	Л	П	ни	ни	Hoghtaling, Knight, 2006
Исследовательская активность						
Серый юнко	↑	Л	Л с птенцового возраста	ни	ни	Atwell et al., 2012
Поведенческие инновации						
Домовый воробей	↑	Л	П	ни	нет	Liker, Bókony, 2009
Домовый воробей	Нз (3 теста) ↑ в крупных городах сравнительно с малыми и внегородскими	Л	П	Да, одинаковая в обоих ландшафтах	ни	Papp et al., 2014

		(1 тест)					
Неофилия							
Чёрный дрозд	↓		Л	Л выращены из птенцов	да	да	Miranda et al., 2013
Неофобия							
Чёрный дрозд	↑		Л	Л выращены из птенцов	да	да	Miranda et al., 2013
Жаба ага	нз		Л	П	ни	ни	Candler, Bernal, 2015
Серая белка	↓		П	П	ни	ни	Browsers, Breland, 1996
Домовый воробей	нз		Л	П	ни	нет	Liker, Bókony, 2009
Домовый воробей	нз		Л	П	ни	да	Bókony et al., 2012
Принятие риска							
Американская ворона	↑		П	П	ни	ни	Knight et al., 1987
Чернохвостая луговая собачка	↑		П	П	ни	ни	Adams et al., 1987
Жаба ага	↓ (новый объект, новая пища)		П	П	ни	ни	Candler, Bernal, 2005
Капская земляная белка	↑		П	П	ни	ни	Chapman et al., 2012
Серая белка	нз		П	П	ни	ни	Engelhardt, Weladji, 2011
Садовый сцинк	↑		П	П	ни	ни	Prosser et al., 2006
Домовый воробей	↑ (молодые) ↓ (взрослые)		Л	П	ни	ни	Seress et al., 2011
Домовый воробей	нз		Л	П	ни	да	Bókony et al., 2012
Домовый воробей	нз		Л	П	да	да	Vircze et al., 2014
Белолобый зуёк	↑		П	П	ни	ни	Baudains, Lloyd, 2007
Лесной сурик	нз		П	П	ни	да	Lehrer et al., 2012

Обозначения. I - Форма поведения, II - Вид животных, III - Направление изменений, IV - Как установлено, в природе или (П) в лаборатории (Л), V - Среда обитания перед экспериментом: отловлен в природе или выращен в лаборатории, VI — Воспроизводимость, VII - Поведенческий синдром, VIII — Источник. Ни — не исследовалось.

Видим, что урбанизация меняет не только выраженность разных форм поведения (агрессии, беспокойства, окрикивания хищника, и пр.),

но, главное, их распределение между особями разного «качества» и/или связанность в индивидуальной активности. Последнее — так называемый поведенческий синдром (англ. *Behavioural syndrome*), коррелирующий с индивидуальностью особи, иногда (у большой синицы и ряда других видов) во многом её формирующий [Sih et al., 2004; Sih, de Guidance, 2012]. Урбанизация поведенческий синдром разрушает или (реже) перестраивает. В исходных популяциях характеристики, связанные с альтернативами в реакции на новизну, она же потенциальная опасность (принять риск, действуя соответственно ситуации vs избежать его, отступая прочь и т. д.), чаще всего коррелируют между собой. Большая смелость (принятие риска, проактивное разрешение проблемных ситуаций, его антитеза — пассивный перенос) здесь положительно связаны с большей агрессией, часто также и с большей активностью, отрицательно — с неофобией в отношении корма или объекта.

Искусственный отбор, проведённый на больших синицах *Parus major*, укрепил и усилил данные антитезы. Птицы, селектированные на смелость и скорость исследования, при предъявлении новых объектов чаще сближались с ними, активнее изучали. Отобранные на робость/медленное исследование, напротив, замирали и были сильно стрессированы. Однако патологическая стереотипия в присутствии новизны с равной частотой присутствует у обоих вариантов, линии также сравнимы по средней величине выброса кортикостерона в присутствии новых объектов. Правда, у смелых птиц он в целом сильнее; только у робких развившийся в этом случае стресс коррелирует с величиной выброса [Vaugh et al., 2017]. Иными словами, большая дивергенция в типах индивидуальности, достигнутая за счёт отбора, отнюдь не снижает страх перед потенциальной опасностью на физиологическом уровне. В эту же сторону влияла на больших синиц и урбанизация. В урбосреде дихотомия «быстро» vs «медленно» исследующих выражена чётче, устойчивей, связана с отбором по «генам индивидуальности», **SERT** и **DRD4**. Каждая из альтернатив индивидуальности «нашла» подходящий участок урболандшафта с преобладанием тех потенциально опасных объектов, к которым она устойчивее всего (именно их птицы подпускают ближе всего). Для первых это машины, для вторых — прохожие; соответственно этому оба варианта неслучайно перераспределяются между районами города [Sprau, Dingemanse, 2017].

В естественной среде обитания данные корреляции свойственны всем позвоночным [Sih et al., 2004; Bókony et al., 2012; Miranda, 2017], но исчезают при урбанизации вида. Вариации выраженности разных его характеристик не связаны между собой у одних и тех же *индивидов*, хотя в «городской» *популяции* их средние значения меняются в одну сторону относительно исходных. Так, у «сельских», но не «городских» соколов

чиманго *Milvago chimango* уровни неophobia и исследовательской активности скоррелированы. Страх перед приближением к новому объекту здесь положительно связан с временем, проходящим до первого контакта с ним, и отрицательно — с длительностью дальнейшего исследования [Biondi et al., 2020, fig.4-5]. «Городские» птицы смелей, менее неophobic, быстрее/интенсивнее исследуют новый объект, помещаемый близ кормушки; при переходе от «сельских» птиц к «городским» разные характеристики поведения меняются независимо друг от друга. Не выявлено различий между популяциями в общих затратах на исследование новых объектов, также как связи между неophobia и длительностью исследования после того, как птица решилась приблизиться. Чиманго из пригородов по всем характеристикам ближе к «городским», показывая, среди прочего, что «старт» урбанизации дан именно там [Biondi et al., 2020].

Лысухи²⁷⁰, населяющие г.Лодзь, меньше укрывают гнездо (располагают его ближе к берегу и открытой воде, часто на открытых местах) и агрессивнее защищают: ближе подпускают людей к гнезду, чаще атакуют их. У них также снижен уровень стресса (оценка пропорцией гетерофилов/лимфоцитов в крови). Уменьшение страха перед человеком и хищниками при размещении гнезда, однако, не коррелирует с агрессивностью в его защите от людей, других лысук и водоплавающих птиц. Её уровень пропорционален числу гнездовых пар лысук на водоёме, т. е. зависит от контекста [Minias, 2015; Minias et al., 2018]. У 9 видов барбадосских птиц, значительно различающихся по инновативности (взято из базы данных Overington et al. [2009]) последняя отрицательно связана с дистанцией взлёта, но только вне города, в урбанизированных популяциях связь отсутствует. «Городские» *L.barbadensis* смелей и лучше решают проблемные задачи, чем «сельские», но добавление новых объектов не меняет их времени возвращения на кормушку [Ducatez et al., 2017, fig.1]. Отрицательная связь между острым стрессом (поймка, взятие крови) и территориальностью выявлена у «сельских», но не «городских» серых юнко. Закартировав территории, дальше проигрывали записи песен владельцам, фиксируя поведение в ответ на «захватчика». У «городских» птиц оно интенсивнее по всем контролируемым переменным, показывая рост агрессии при урбанизации. У «сельских», но не «городских» юнко последняя долговременно подавляется острым (но не контрольным) стрессором; по такому параметру, как время, проведённое на минимальной дистанции от «захватчика», агрессивность даже сильнее у стрессированных «городских» птиц. Интересно, что сила ответа на

²⁷⁰Заселение Лодзи началось в 1990-х, учёты 1994-2002 гг. показывают гнездование лишь на окраинах города. В годы наблюдений, 2009-2014 гг., лысуха расселилась до центра [Minias, 2015, fig.1].

стрессор не связана с телесными (ширина груди) и поведенческими (дистанция взлёта) характеристиками, отражающими индивидуальную чувствительность к нему, т.е. отмеченные изменения отражают преобразования на уровне всей популяции [Abolins-Abols et al., 2016], сравни с: [Фридман и др., 2016].

Сходным образом исчезли корреляции между качествами, составляющими индивидуальность, при урбанизации других видов птиц: серых юнко [Atwell et al., 2012], чёрных дроздов [Miranda et al., 2013], больших синиц [Riyachi et al., 2017]; певчих воробьёв [Evans et al., 2010; Scales et al., 2011] и др. Сходные изменения происходят при урбанизации млекопитающих: щёткохвостые поссумы *Trichosurus vulpecula* на границе урболандшафтов с лесными в Сиднее [Wat et al., 2020]; обыкновенные полёвки *Microtus arvalis* и полевые мыши *Apodemus agrarius* из городских (Берлин), пригородных и сельских местностей в северо-западном Бранденбурге²⁷¹ [Massa et al., 2020; Dammhahn et al., 2020], а также рептилии (водяной легуан [Baxter-Gilbert et al., 2019]).

271Правда, отличия индивидуальности «городских» серых полёвок (повышенные смелость, принятие риска, исследовательская активность), исчезают, если зверьков тестируют после 9-14 недель содержания в лаборатории. Поведение «сельских» особей, наоборот, не меняется; его «городские» особенности здесь созданы фенотипической пластичностью и пока что не закреплены собственно микроэволюцией [Massa et al., 2020]. Эти изменения интересно сравнить с исчезновением ассортативности в подборе пар дрозофил «каньона эволюции», перенесённых в лабораторию (глава 2.10).





A.



Б.

Рисунок 14. Урбанизовавшиеся грызуны в ГБС РАН. **А.** Полевые мыши стали дневными и активно питаются под кормушками (взрослая с выводком). Правда,

добавился новый риск: их часто сбивают несущиеся велосипедисты при перебежках через дорожки. **Б.** Желтогорлые мыши: непосредственно залезают в кормушки и воруют у птиц еду. Фото первого автора.

Иногда корреляции поведенческих характеристик, образующие «синдром», при урбанизации не исчезают, но лишь перестраиваются (кроличий сыч [Carrete, Tella, 2017]; северный кардинал [Huang et al., 2020]). Сохранней всего поведенческий синдром у домового воробья — одного из двух видов птиц, у которых не описаны популяции вне населённых пунктов (второй — домовая ворона). Он включает принятие риска, страх перед новым объектом и/или видом корма. Авторы отмечали латентный период до приближения к чучелам кольчатой горлицы, хищника и новому корму, число перелётов потом и общую активность птиц. Синдром равно присущ воробьям из 4 населённых пунктов Венгрии, взятых на градиенте урбанизации от деревень (Nemesvámos и Dóramajor, пойманы на животноводческом комплексе и в сыроварне) до среднего (Veszprém, у ресторана фастфуда) и крупного города (Будапешт, у автобусных остановок). «Сельские» особи значимо отличаются от «городских» структурой поведенческого синдрома, а количественно — степенью интегрированности разных черт индивидуальности в осуществление поведения, по которому их тестировали. У первых синдром составляется неофобией в отношении объекта (0,8) и корма (0,71), принятием риска (0,51) и общей активностью. У вторых синдром связал только 3 качества из 4: общую активность (вклад -0,95), неофобию в отношении объектов (0,5) и принятие риска (0,35). Средние значения этих качеств и сила связей между ними значимо отличаются у птиц из разных поселений, однако нет какой-то очевидной зависимости этих различий от степени урбанизации [Vokony et al., 2012].

Именно разрушение и/или перестройка корреляционных плед, структурирующих поведение «сельских» или «лесных» популяций, максимизируют проявление качеств, присущих популяциям городским: **а)** ситуационной вариативности поведения, **б)** его зависимости от контекста и **в)** лёгкости переключения между поведенческими альтернативами. Примеры а)-в) анализируем далее; все три трансформации растут пропорционально времени от начала урбанизации, и независимы от конкретных подробностей биологии данного вида в данном городе, значимых для него экологических факторов и пр. В первые годы существования «городские» популяции почти не отличаются по этим признакам от исходных, кроме большей лабильности жизненной стратегии и следующей отсюда большей вариативности значимых черт экологии/поведения. Направленные изменения — поведенческие, морфологические, генетические, — появляются и усиливаются позже,

через первые десятки лет от заселения города [Miranda, 2017; Minias et al., 2018; Sepp et al., 2020, также см. выше].

В средние века говорили «городской воздух делает свободным»: отчасти это верно для урбанизации птиц и млекопитающих²⁷². Лабиллизация жизненных стратегий «городских» птиц и нескоррелированность составляющих её форм поведения (они же черты индивидуальности или «качества» особи, оцениваемые отбором) дают им максимум: 1) свободы выбора действий в проблемной ситуации, в первую очередь в плане «следования за средой» и прогноза её изменений, при 2) ослаблении видовых автоматизмов, часто губительных в городах, полных «экологических ловушек» [Фридман, Ерёмкин, 2009, с. 90-100]. В результате урбанизации большие смелость, неофилия, интенсивность исследования нового и необычного, бывшие ранее отличиями «лучших», выигрывающих конкуренцию особей (прочие «автоматически» беспокоятся и слетают), делаются характеристикой *всей* популяции. Выраженность такого ответа сильно варьирует между видами и усиливается со временем от начала урбанизации, однако *все* «городские» популяции по этому признаку много однородней исходных. Всеобщая смелость «городских» птиц ещё сильнее увеличивает вариативность ответа при встрече с новым и необычным объектом и/или переключаемость особей между двумя вариантами реагирования, объясняя значительное — и пороговое — уменьшение средней дистанции взлёта в городах независимо от изменений реальной опасности [Tättle et al., 2018, 2019; Gotanda et al., 2020].

Неслучайно освоение урболандшафта и других экстремальных сред обитания, более северных частей ареала и океанических архипелагов, везде увеличивает относительную массу мозга сравнительно с близкими формами или исходными популяциями. Их экстремальность во многом

272В первую очередь в экологическом плане: в городских ареалах и их зонах влияния комплекс сосуществующих близких видов не ограничивает вселение новых на данную территорию, перекрытие экологических ниш в ряду территорий растёт пропорционально трансформированности их природных сообществ, гомеогенности ландшафта (т.е. по городскому градиенту «вверх»), но это не ведёт к интенсификации конкуренции [Фридман, Ерёмкин, 2009, с.3; Фридман, Суслев, 2018, с. 85-86, 117-120]; сосуществование хищников и жертв на «островах» городских или пригородных лесов не ведёт к циклике, характерной для природных местообитаний [Марченко, 2008]; высокая численность хищников отнюдь не препятствует освоению города и росту численности популяций жертв (серые вороны *Corvus cornix* с тетеревиными *Accipiter gentilis* vs рябинник *T. pilaris* в Москве [Морозов и др., 2015]). Эти так называемые парадоксы городских экосистем [Фридман, Ерёмкин, 2009] плохо вписываются в концепцию биоценотической регуляции эволюции, развитию В.В.Жерихиным, А.П.Расницыным и др. (выступают её фальсификаторами в попперовском смысле), см. «Что не так с «биоценотической регуляцией...», *op.cit.* В основе последней, как и в ЭТЭ, лежит кювьеровская парадигма засиндромливания признаков, а не вавилонская — их свободной комбинаторики и частичного функционального перекрытия. Происходящее в городских экосистемах «высказывается» против первой теории и за вторую.

связана с повышенной переменчивостью среды обитания в пространстве (гетерогенность) и времени (нестабильность, изменчивость «кружева» биотопов, как и других условий жизни, вроде влажности или доступности корма), абсолютной или относительно оптимума видового ареала²⁷³. Она-то и «движет» эволюцию в сторону большего мозга у птиц [Sayol et al., 2016, 2018, 2020], а также обеспечивает усложнение социального поведения и «культурных традиций» у шимпанзе: оно пропорционально разнородности ландшафта, сезонности климата, в первую очередь дождей и дальности группировок от плейстоценовых лесных рефугиумов [Kalan et al., 2020]. В самих «городских» популяциях распределение по размеру мозга обладает значимо меньшим экссессом, чем в исходных, при общем увеличении мозга у части видов²⁷⁴ [Dale et al., 2015, цит. по: Фридман и

273На архипелагах типа Гавайев или Галапагос подобная переменчивость в ближней перспективе задана размером и ландшафтом каждого острова, в дальней — дрейфом океанической плиты над «горячей точкой» вулканизма, создающей острова. По мере удаления от этой точки тектоническая активность утихает, небольшой остров оказывается во власти выветривания, меняющего ландшафт в сторону роста пессимальности (разнообразный ландшафт — это пресная вода), в конце-концов превращающий этот остров в мель. Следовательно, постоянные перелёты между островами (регулируемые на Галапагосах Эль-Ниньо) это, в конечном счёте, «страховка на будущее». Здесь довольно неважно, произвольно направлены межостровные перелёты (острова архипелага в пределах видимости) или произвольны. В последнем случае они вызваны непреодолимой силой стихии (унос внезапным шквалистым ветром), но, чтобы попасть в сферу действия этих сил, животные должны, как минимум, регулярно появляться на побережье.

Это ведёт к интересным парадоксам. Скажем, из дроздов р. *Turdus* в Гренландию и Исландию первым был должен проникнуть северный подвид белозобого *Turdus t. torquatus*, обитающий в тех же ландшафтах в горах Скандинавии, до субальпийского пояса и горной тундры. Но, будучи специализированным и территориально консервативным, он не пытается пересечь море. Гренландию заселил, после регулярных залетов, самый лабильный из дроздов — рябинник, Исландию — несколько менее лабильный белобровик *T.iliacus* [Портенко, 1974, цит. по Фридман и др., 2016]. При восстановлении биоты о.Кракатау, уничтоженной вместе с большой частью острова извержением одноимённого вулкана в 1883 г., позже всего появились летучие мыши, обладающие лучшими расселительными способностями из млекопитающих. Однако они стенобиотны и редко появляются на побережье [Зедлаг, 1975]. Среди прочего это показывает, что ПЗА превращают высокие расселительные способности (особенно полёт) в свою противоположность. Оказавшись над морем, животное с ярко выраженной ПЗА вернётся домой тем вероятней, чем оно лучший летун, а его расселительный потенциал пропадёт втуне. Неслучайно на ранних фазах заселения океанических островов вроде Кракатау преобладают растения. Разумеется, на уединённых островах или архипелагах с большим центральным островом всякий снос с него обитателям вреден.

274Ещё важный момент — сигналы птиц, прежде всего песня, в урбосреде полностью сохранили видоспецифичность формы и определённости значений, несмотря на зашумлённость (остались «честными», по модной сейчас социобиологической терминологии) и даже сделались более значимыми. Больше того, в ответ на рост зашумлённости «городские» особи интенсифицируют подачу сигнала и меняют структуру вокализаций, так что вероятность детекции и точность распознавания даже возрастают несмотря на помехи [Ақсау, Beecher, 2019; Ақсау et al., 2020ab]. Так, самцы горных гаичек *Parus gambeli*, обитающие в «сельской» части градиента урбанизации, с низким уровнем

др., 2016]. С другой стороны, при урбанизации растёт разнообразие как индивидуальностей, так и форм их реагирования на события ближайшего окружения, будь то новые, потенциально опасные, или видотипичные — корм, хищники, сигналы от партнёров и конкурентов (часто «поданные» в нетипичном контексте, скажем сильнее искажённые шумом, см. данные по двум типам песен, используемых в дальней и ближней коммуникации домовым крапивником, *Troglodytes aedon* [Grabarczyk, Gill, 2020]). Следовательно, среди птиц «городских» популяций «больше равенства, чем уравниловки»: это видно как в выраженности поведения, усиливаемого отбором при урбанизации, прежде всего смелости, исследования нового и двигательной активности, так и в интегральных характеристиках («качество» особи, оцениваемое отбором).

5.4. Дистанция взлёта — маркёр резистентности к беспокойству, а не ответа на опасность

Далее, сокращение дистанций взлёта в урбанизированных популяциях вызвано отнюдь не ростом «доверчивости», но лучшей дифференциацией объектов и ситуаций, в первую очередь реальной опасности и «просто беспокойства». Поэтому оно пропорционально времени, прошедшему от начала урбанизации — как и дисперсия дистанции взлёта, уменьшившаяся в начале процесса сравнительно с исходной популяцией [Møller, 2010a]. Реакция бегства при появлении реальной опасности вполне сохраняется (часто даже усиливается), при растущей индифферентности к фактору беспокойства²⁷⁵, и лучшем переключении между ними при следовании друг за другом в потоке событий. См. данные о реакции «городских» больших синиц на три

антропогенного шума, при дополнительном его проигрывании интенсифицировали выдачу позывов за счёт песен. Обитавшие на более урбанизированных территориях, с большим уровнем шума, напротив, интенсифицировали пение. Везде обработка шумом меняла частотные характеристики позывов, но не песен [La Zerte et al., 2017].

275 При этом потенциальная опасность продолжает стрессировать птиц. Например, частота дыхания (одно из прокси уровня стресса) у «городских» больших синиц *Parus major* устойчиво повышена по сравнению с «сельскими», как и уровень сердечных сокращений [Charman-tier et al., 2017]. То же отмечено у мексиканских чечевичников [Weaver et al., 2018]. Это независимое подтверждение, что урбанизация отнюдь не обращает страха в «доверчивость», стресс сохраняется, в том числе в виде большей дистанции настораживания (англ. *alert distance*) птиц с *меньшей* дистанцией взлёта. «Городские» птицы с ним просто лучше справляются, лучше комбинируя разные элементы поведения: они в целом раньше обнаруживают подходящего человека, но позже взлетают сравнительно с «сельскими», т. е. дольше остаются настороже и ближе подпускают [Samia et al., 2017, fig.2]. Ряд данных показывает, что рост безразличия к беспокойству вызван действием антропогенного шума, с накапливающимся эффектом [Petrelli et al., 2017], что объясняет зависимость от времени с начала урбанизации [Symonds et al., 2016].

разных вида потенциальной опасности: знакомых и незнакомых людей у гнезда, а также перепелятника [Vincze et al., 2019]. Это показано и для обыкновенных белок [Uchida et al., 2018]. В ответ на незнакомый шум (крик кита или гудок корабля) «городские» мексиканские чечевичники быстрее подходили к кормушке и интенсивней питались, чем «сельские» и «пригородные». Гудок корабля также активизировал перемещения у «городских» и «пригородных», но не «сельских» птиц. Такой разницы не было в ответ на прочие типы новизны: структуры среды, корма и объекта [Weaver et al., 2019]. В исходных популяциях, наоборот, оба аспекта нового и неизвестного неразличимы и равно вызывают тревожно-оборонительную реакцию. У разных видов оказывается, что большая дистанция взлёта не увеличивает успех бегства от потенциальной опасности, отчасти и наоборот. Настороженность (поднятие головы при кормлении и осмотр вокруг) считается эффективным средством обнаружения хищника и снижения риска гибели у чаще осматривающихся птиц; поэтому частота данного поведения должна отражать уровень страха, тем более что оно не «бесплатно», приходится прерывать кормление. Поэтому уменьшение дистанции взлёта для исследователей, отождествляющих урбанизацию и domestикацию — маркёр перехода «городских» птиц от «страха» к «доверчивости» в восприятии людей, собак, пешеходов, велосипедистов и пр. объектов.

Однако исследование Kunter Tätte et al. [2019] показывает, что это неверно. Более бдительные позже замечают опасность, хуже оценивают риск и позже спасаются, т.е. *более уязвимы* для хищника. Авторы предварительно оценили бдительность разных птиц по % времени, проведённому с поднятой головой, затем тестировали их реакцию на опасность (подходящих людей). Также оценивали три последовательных стадии реакции бегства: дальность детекции (новый объект замечен, его начинают отслеживать), моменты оценки его как опасного и слёта. Им соответствуют три дистанции: детекции (и настороженности), тревоги и бегства. Их авторы определяли для разных видов птиц в трёх странах Европы с января по март 2017 г., каждый раз в двух ландшафтах, «сельском» и «городском», расположенных неподалёку. Общий объём данных включал 1408 наблюдений за отдельными птицами 50 разных видов, находившихся в данных местах; 733 птицы 42 видов в «городской» части опытов и 675 из 52 видов в «сельской»; 35 видов наблюдали в обоих [Tätte et al., 2019]. В городах птицы *более* насторожены, чем вовне. Независимо от размера группы, настороженность увеличивалась с ростом дистанции обнаружения и массы тела при размещении птиц на высоких, но не низких присадах, где ожидаемо ниже бдительность [Tätte et al., 2019, fig.3]. Размер группы на этот параметр не влиял. Филогенетический сигнал (т.е. насколько значимы родственные связи N видов для прогноза

их сходства/различий в поведенческих характеристиках) влиял на массу тела и дистанцию бегства, но не на дальность детекции.

Бегство же в городах, наоборот, в целом запаздывает сравнительно с сельской местностью. Больше осматривающиеся птицы раньше замечают подходящего человека, дольше следят за ним, но задерживаются со взлётом. В обоих случаях большая настороженность ведёт к *меньшей* дистанции взлёта, т.е. потенциально более рискованному поведению, причём в «городских» наблюдениях коэффициент регрессии выше, чем в «сельских» (независимо от размера группы и высоты присады). Масса тела и размер стаи здесь незначимы [Tättle et al., 2019, fig.2, 4]. Поэтому бдительность «городских», отчасти и «сельских» птиц не полностью обусловлены отслеживанием опасности; это во многом побочные следствия отвлечения внимания птиц «просто» беспокойством. Вклад последнего в городе значительно выше: больше вызывающих его объектов, в исходной популяции априори воспринимающихся как опасность (пешеходы, велосипедисты, машины, кормушка, которая может оказаться ловушкой и пр.), а частью ею являющихся (собаки, кошки и пр.). Каждый раз птица оценивает: этот объект и правда опасен или им можно пренебречь? На это уходит лишнее время, тем более что оценка зависима от контекста. Чем выше устойчивость птиц к беспокойству, тем короче дистанция взлёта (независимо от конкретной опасности). Они также тем меньше времени тратят на настороженность, чем лучше дифференцируют ситуацию, отделяя угрозу жизни от беспокойства. Оба параметра увеличиваются по ходу урбанизации, объясняя снижение настороженности «городских» птиц тех 35 видов, что представлены в обоих типах местностей [Tättle et al., 2019].

Большая настороженность здесь — компенсаторная реакция на более затруднённую дифференцировку, в природе это делать существенно легче, хотя и не вполне получается «силами» мозга и анализаторов самой птицы, без «означивающих» опасность видовых криков (так называемых сигналов-символов, англ. *referential signals* [Фридман, 2013]). Поэтому связи урбанизации с настороженностью неоднозначны: в одних работах показано её уменьшение в урболандшафтах, в других — отсутствие различий. Выводы Tättle et al. [2019] разрешают противоречие: поза настороженности отражает не оценку угрозы жизни, связываемую с подходом исследователей или иных потенциально опасных существ, а уровень беспокойства (назойливого, но неопасного), присущий данному участку среды обитания, «сельской» или «городской». Дистанция взлёта — комплексный показатель, равно зависящий от обеих причин (в первом случае взлёт — просто перемещение, максимум — пустая трата времени, во втором — начало бегства в укрытие для спасения жизни). Пропорция тех и других закономерно меняется «вдоль» городского

градиента. В городах гибель сильно снижена даже с учётом кошек, проводов, стёкол и т.д. факторов риска, почему среднеожидаемая продолжительность жизни в «городских» популяциях разных видов обычно выше, чем в «сельских» или «лесных» [Sepp et al., 2018, 2020]. И наоборот, беспокоящее воздействие людей, техники, других факторов «городского метаболизма», растёт «вверх» по городскому градиенту быстрее падения риска гибели. Скорей всего, этот разрыв пропорционален размеру города, интенсивности уличной жизни и пр. Масштабы строительства, интенсивность движения людей и транспорта, других проявлений «городского метаболизма» также коррелируют с размерами города [Фридман и др., 2016; Oueslati et al., 2015]. Вне городов всё наоборот — хищники значимая проблема, а общее беспокойство невелико [Møller, Ibáñez-Álamo, 2012; Samia et al., 2016]. Оценивая эти два стрессора одним показателем — изменением дистанции взлёта в «городских» популяциях сравнительно с исходными, важно разделить вклады того и другого в происходящее.

Kyoko M. Gotanda [2020] на Галапагосских о-вах отделил изменения дистанции взлёта в ответ на исчезновение реальной опасности от вызванных урбанизацией и показал различия между причинами, определяющими то и другое. Он сравнил дистанции взлёта малого земляного вьюрка *Geospiza fuliginosa*:

а) на необитаемых островах Санта Фе, Эспаньола: без завезённых хищников (домашних кошек и крыс), но с естественными — змеями, разоряющими гнёзда, болотной совой *Asio flammeus* и галапагосским канюком *Buteo galapagoensis*, ловящими взрослых. Последний населяет 4 острова из 8 вошедших в исследование (Санта-Фе, Эспаньола, Исабела, Санта-Крус);

б) на необитаемых островах Бальтра и Северный Симор, успешно очищенных от кошек и крыс 13 и 8 лет назад;

в) у «сельских» vs «городских» вьюрков на островах Флориана, Исабела, Сан-Кристобаль, Санта-Крус, населённых обоими типами хищников. Там же можно исследовать изменения дистанции взлёта в ряду городов разного размера (успешно освоенных видом). «Городские» биотопы для тестирования выделяли в собственно городе, «сельские» — на участках за несколько км от него, не посещаемых туристами.

На двух островах а) дистанция взлёта значимо ниже, чем на двух б), где завезённых хищников ликвидировали. Это контринтуитивный факт: она не упала и через ~10 лет после их ликвидации, стала лишь вариабельней [Gotanda et al., 2020]. Что сильно контрастирует с данными по «возвращению» хищников через десятилетия их отсутствия: к этому моменту настороженность жертв почти исчезла, см. обзор [Reznick et al., 2008]. Однако в данном случае вьюрки жили без хищника гораздо

меньшее время. Видимо, запуск реакции бегства, хоть и прерывает кормление, не настолько времязатратен, чтобы немедленно «отметаться» отбором, как станет ненужен. В «обычных» условиях существования, вне экстремальной погоды, большинство видов кормится достаточно эффективно, чтобы располагать избытком времени и энергии, растрачиваемыми «впустую» на бездельничанье [Дольник, 1995, с.170-176]. В форме ложных взлётов и прочих реакций оно фиксируется даже на миграционных остановках, где птицы кормятся наиболее интенсивно, с минимальным отвлечением на иные активности. Больше того, именно тогда настороженность птиц возрастает — как и в более плотных скоплениях (максимум близости конкурентов), при максимальной дистанции взлёта, т.е. максимуме чувствительности к беспокойству [Beauchamp, 2016; Mikula et al., 2018]. Постоянство дистанции взлёта через 8 или 13 лет после устранения хищников говорит о её передаче через социальное обучение, рост дисперсии показателя — о накоплении «ошибок реагирования» (в обе стороны), уже не корректируемых отбором [Gotanda et al., 2020].

Дистанция взлёта в «сельских» биотопах 4-х населённых островов сравнима с её нижним пределом на о. Бальтра и Северный Симор (хотя хищники там имеются!). Урбанизация опускает её ещё ниже. Снижение пропорционально людности города, в малых городах дистанция взлёта не отличается от таковой в «сельских» биотопах, в крупнейшем — намного меньше. В том же ряду растёт её коэффициент вариации, т.е. на дистанцию всё сильнее влияет контекст, в котором осуществляется контролируемое беспокойство: чем птица занимается и как течёт уличная жизнь вокруг [Gotanda et al., 2020, fig.1]? Что это значит? И угроза для жизни, и «просто» беспокойство сначала распознаются птицей, как новый и необычный, внезапно появившийся и резко движущийся объект (особенно если к ней или в её сторону), «схватываются» взглядом и вызывают стресс. Позднее, на много меньшей дистанции, птица дифференцирует их друг от друга (с точки зрения информирования о реальной опасности беспокойство — лишь «шум» в канале связи). Их реакция и дистанция, с которой она вызывается, зависят от соотношения вероятностей встретить то и другое в общей выборке «стрессирующих встреч». В сельской местности угрозы жизни явно преобладают над беспокойством, поэтому большинство потенциальных опасностей «на всякий случай»отреагируются как реальные. Насторожившись, птицы не успокаиваются, а взлетают сразу или после короткого слежения, и отлетают подальше (сравни с [Kitchen et al., 2010; Lowry et al., 2013; Tättle et al., 2018]). Всё же в сравнении с «дикой природой» пропорция «беспокойство/угроза для жизни» здесь несколько увеличена: дистанция взлёта соответствует нижнему пределу таковой для островов, недавно

очищенных от хищников. В «сельских» биотопах к ним добавляются кошки, но общая частота беспокойства людьми, скотом, техникой и пр. в потоке жизненных ситуаций растёт много сильнее. Ещё ниже дистанция бегства падает в «городских» популяциях вьюрков, причём при сравнимом риске хищничества. Разрыв, вызванный урбанизацией вида, тем выше, чем крупнее город, и не связан с опасностью для птиц [Gotanda et al., 2020, fig.1, 2].

Максимум дистанции взлёта отмечен на о.Флориана в самом маленьком городке Puerto Velasco Ibarra (111 жителей): она значимо больше, чем в других городах, и не отличается от таковой вонне городов. У птиц следующего по величине города, Puerto Villamil на о.Изабела (2164 жителей) дистанция взлёта значимо меньше. Её уменьшение продолжается в более крупных городах, т.е. сокращение дистанции взлёта при урбанизации пороговое, и начинается лишь в городах, больших некоторого размера [Gotanda et al., 2020, tabl.3]. По мере урбанизации не только вьюрки на Галапагосах, но и вообще птицы (млекопитающие, рептилии) на всей планете заселяют среду, в которой риск хищничества прежний или падает, а беспокойство растёт экспоненциально с максимумом в крупнейшем городе. Во многих случаях конкретные города хищники осваивают позже жертв на годы-десятки лет (дербник, перепелятник — мелкие певчие птицы, тетеревиатник — дрозды, вяхири, пустельги, ушастые совы *Asio otus* и пр. [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.2; Фридман, 2010, 2018; Фридман и др., 2016]). Однако ни в одном из них не видим обычного для дикой природы катастрофического подъёма смертности при «возвращении» хищника. Видимо, это следствие очень высокой гетерогенности урбосреды: анализ систем хищник-жертва в поле и в микрокосмах показывает, что везде гибель от хищничества растёт с увеличением однородности среды обитания и снижается её гетерогенизацией [Фридман, Суслов, 2018]. Отсюда риск хищничества не может быть объяснением всего спектра «городских» изменений, от поведения до элементарных эволюционных явлений (в отличие от усиления «помех» в используемых каналах связи). Естественно ждать адаптации к этому «городских» птиц: тогда вдруг появившийся быстро движущийся объект «по умолчанию» отреагируется как общее беспокойство, на которое не обращаешь внимание в тех местах, где оно обычно случается (но не, например, при вылетах для кормления за город или посещении природных территорий). Другая причина незначимости риска хищничества — ресурсное изобилие у успешно урбанизирующихся видов.

Для «городских» птиц риск таких изменений восприятия минимален: если объект реально опасен, это обнаружится при прослеживании. Поэтому в более крупных городах у них ожидаемы: а) более долгое

слежение, б) более поздний взлёт, в) лучшая переключаемость между «дольше не обращать внимание» и «немедля спастись» сообразно обстоятельствам каждой встречи, состоянию особи, обстановке вокруг. Т.е. у «городских» птиц в противоположность «лесным» ответ на новизну и/или потенциальную опасность из «гарантированного» делается зависимым от контекста, что увеличивает коэффициент вариации дистанции взлёта по мере того, как она уменьшается. Универсальность а)-б) показана на разных видах птиц [Samia et al., 2016; del Barco-Trillo, 2018; Tätté et al., 2018, 2019]. В том числе дистанция взлёта *G.fuliginosa* в городах падает до уровня, многожды меньшего, чем отмеченная при «естественном» риске хищничества или чем в «сельских» биотопах того же острова, где риск хищничества сравним с «городским». По той же причине она максимальна в наименьшем городе: там психологический эффект общего беспокойства «суммируется» с восприятием риска хищничества, а не «вычитается» из него [Gotanda et al., 2020, рис.2].

Действительно, беспокоящее воздействие шума никуда не девается: не представляя опасности, он отвлекает внимание «городских» птиц, определяя рост настороженности «вверх» по градиенту урбанизации. Дистанция взлёта «городских» домовых воробьёв снижена сравнительно с «сельскими», но те и другие после отлова одинаково быстро прячутся, будучи побеспокоены на новом месте жительства людьми. У обеих групп время пребывания в убежище после беспокойства падало в течение 8 последовательных испытаний, но «городские» воробьи быстрее восстанавливались [Vincze et al., 2016]. Дополнительное проигрывание шума 6 видам птиц (лазоревке, зарянке, большой синице, зяблику *Fringilla coelebs*, московке и поползну) в 46 разных точках градиента урбанизации везде снизило частоту посещений кормушек, интенсивность кормления и повысило уровень настороженности. Большая урбанизованность территории снижала частоту посещения кормушек и интенсивность кормления «в ту же сторону», что и шум, но на настороженность значимо не влияла. Одинаковость поведенческого ответа на шум контрастирует с разной степенью урбанизации этих видов в Англии, опровергая предположение, что большая чувствительность к шуму и/или большая настороженность, более дальнее обнаружение реальной опасности блокируют урбанизацию [Merrall, Evans, 2020].

Действительно, более крупные и «робкие» виды, где настороженность исходно повышена, урбанизируются не хуже прочих: в относительном выражении их дистанция взлёта сократится намного сильнее. Именно у них, кажущихся урбофобами, изменения, созданные урбанизацией, масштабней и разносторонней сравнительно с урбофилами. В отличие от более мелких и урботолерантных видов при освоении урбосреды их риск гибели не снижается, а скорее растёт (большая

вероятности ударов о провода, стекла, здания и пр.), т. е. «необходимая» настороженность также увеличивается (данные метаанализа в: [del Barco-Trillo, 2018]). Здесь мы видим неожиданное подтверждение вывода (важнейшего для охраны природы!) об отсутствии принципиальных урбофобов и возможности урбанизации всех видов региональной авифауны, пусть с разной скоростью и в разных экологических обстоятельствах [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018]. Другой вывод — уменьшение дистанции взлёта связано не с оценкой опасности и своевременным бегством от неё, а с другими процессами, косвенно влияющими и на данный феномен. Анализ Tättle et al. [2018] показал, что реакция на опасность выражена другим критерием — дальностью слёта (англ. *distance fled*) в ответ на воздействие. Чем она больше, тем больше последнее воспринимается как угроза жизни и сильнее страх перед ним. Способ бегства и дистанция до ближайших убежищ — главные предикторы дистанции слёта (оценка для 699 птиц 17 разных видов в «городских» vs «сельских» биотопах Эстонии). Дистанция взлёта, часто используемая как мера опасности, от них не зависит вовсе, но увеличивается пропорционально размеру стаи [Tättle et al., 2018].

Дистанция взлёта и дальность слёта при вспугивании положительно коррелируют для крупнейших видов, но не связаны у видов поменьше (отражая многожды большую «цену» полёта как самой энергозатратной реакции [Дольник, 1995]). Урбанизация уменьшает как дальность слёта, так и его частоту (в ответ на одно и то же воздействие), отражая большую точность оценки риска «городскими» птицами. Что подтверждается положительной корреляцией между дистанциями начала отслеживания и взлёта в «сельских», но не «городских» биотопах. Уменьшение медианы дальности слёта, вызванное урбанизацией, сравнимо с таковым для медианы дистанции взлёта [Tättle et al., 2018]. Изменения поведения, вызванные шумом, в урбосреде менее выражены, а иногда даже противоположны. У черноголовых гаичек проигрывание шума также снижает готовность посещать кормушки, однако последняя *растёт* «вверх» по городскому градиенту вместе с «базовым» уровнем шума. Его городские гаички точнее отделяют от «острых» подъёмов зашумлённости, и реагируют только на них²⁷⁶ [Van Donselaar et al., 2018, цит. по Merrall, Evans, 2020]. Сходным образом на птиц действуют пешеходы, машины и т. д. раздражители. По завершению урбанизации вида данные изменения скорей «во благо»: большая сложность урбосреды в сочетании с более

276 Это интересно сравнить с феноменом окопного сна, неоднократно описанного в военной литературе. Солдат спит под грохотом канонады, но просыпается при изменении либо уровня её шума (в том числе и при прекращении), либо его характера. Или при включении специфичного стимула: связист, спящий под взрывами или выстрелами, просыпается, когда зазвонит телефон.

интенсивным слежением за динамикой обстановки вокруг толкает больше исследовать окружение, а всё появившееся новое, неизвестное использовать в своих интересах — вместо страха и бегства. И наоборот, меньшая эффективность кормления здесь не критична: выше ресурсообеспеченность «городских» биотопов. Антропогенный шум «маскирует» видовые сигналы тревоги, из-за чего северные кардиналы и прекрасные расписные малюры *Malurus cyaneus* в ответ на них не проявляют реакций избегания хищника, однако это не ведёт к значимому снижению выживаемости [Grade, Sieving, 2016; Zhou et al., 2020; цит. по: Merrall, Evans, 2020].

Другие исследования поддерживают выводы Tättle et al. [2019], что обвальное уменьшение дистанции взлёта в процессе урбанизации — следствие одновременного роста резистентности к общему беспокойству и способности отделять его от реальной опасности. Реакция на опасность у «городских» птиц прежняя, а то и усиленная, что обсуждается ниже; к беспокойству урбанизация вырабатывает безразличие или даже позитивное отношение (приближение, активное исследование и т. д.). Так, сорочий жаворонок²⁷⁷ успешно освоил Мельбурн (Австралия), дистанция взлёта «городских» птиц упала в 2,5 раза (12 ± 1 vs 35 ± 3 м). «Сельские» птицы чувствительней к беспокойству: испугнутые людьми, собаками, машинами, птицами, громкими звуками, они чаще взлетают (100% vs 57,6%) и отлетают на большее расстояние. Падение дистанции взлёта сугубо контекстуально: вблизи автодорог она в 1,9 раза ниже, чем вдали от них ($7 \pm 0,6$ м vs 13 ± 2 м). Однако на неё не влияло присутствие людей, собак или конспецификов, а также дистанция, с которой стартует приближающийся человек, т. е. факторы, важные именно для оценки опасности [Kitchen et al., 2010, table 1]. Люди чаще вспугивали птиц вблизи автодорог и пешеходных тропинок, чем вдали от них (55% и 20%), что отражает способность дифференцировать разные участки урбосреды по уровню беспокойства и вести себя соответственно. Однако затраты времени на настороженность (24,1%) и кормление (65,5–69,4%) там значимо не отличались, как и доля испугнутых особей (86% и 75%), что отражает высокую стрессированность «городской» популяции вообще. На долю обеих активностей в бюджете времени значимо влияли пол и присутствие конспецификов (увеличивает настороженность), но не собственно беспокоящие воздействия [Kitchen et al., 2010, table 2].

Дальше увидим, что этот стресс средовой, существующий долговременно, а не вызванный конкретным объектом и/или ситуацией, за которыми наблюдают в подобных работах. Эти данные опровергают расхожее мнение, что урбанизация «диких» видов птиц рождает

²⁷⁷Вид территориален, с круглогодично постоянными парами, члены которых совместно кормятся на земле (в основном насекомыми) в городских парках, во дворах и на улицах.

«доверчивость» к тому, что прежде было опасностью. У *G.fuliginosa* дистанции начала отслеживания [потенциальной опасности] и взлёта в общем случае не коррелируют между собой. Если взлёт — реакция лишь на опасность, должна быть положительная корреляция, на о.Сан-Кристобаль она даже отрицательна. Другой интересный момент — независимо от величин дистанций взлёта, на всех островах они *увеличиваются* пропорционально размеру группы, а не падают, как можно было бы ожидать, будь они ответом на реальную опасность [Gotanda et al., 2020]; в больших скоплениях риск для его членов в целом снижается [Фридман, 2016]. Это верно также для разных видов птиц Европы, у которых оценили дистанцию взлёта в парках и на кладбищах. Пропорционально плотности пешеходов она везде падает, скорости их движения — растёт, почему на кладбищах всегда ниже, чем в парках. Также она пропорциональна размеру «зелёного острова» внутри города и величине группы особей, к которым подходили [Mikula, 2014; Morelli et al., 2018], однако почти не зависит от величины парка, «естественности» растительности и пр. Указанная зависимость — просто следствие взаимного возбуждения птиц в стае: настороженность одной снижает порог реагирования другой и т.д., почему они вместе взлетают раньше. Так по скоплению распространяются волны самовозбуждения, ведущие к «ложным паникам», вроде обычных для кормящихся на отмели куликов, лебедей и других птиц; регулярное появление настоящих причин для взлёта просто запускает эту реакцию раньше [Фридман, 2016].

Отсюда понятно, каким образом урбосреда «развивающая»: в смысле прогресса когнитивных функций у «городских» особей сравнительно с «лесными», кроме прямого позитивного влияния на них и увеличение мозга более гетерогенной, изменчивой, и (главное) более экстремальной средой обитания²⁷⁸ в городе. Видам, город освоившим, он даёт много больше ресурсов, чем в исходных сообществах, и оставляет больше свободного времени, заполняемого «активным бездельничаньем». Термин введён В.Р. Дольником [1995] для обозначения деятельности, чья единственная задача — «сбросить» энергию через разные действия, «перебираемые» в случайном порядке в игровой, нефункциональной манере. Внешне они мало отличаются от «настоящей» кормёжки, запасаения, агрессии, патрулирования территории и пр., но употребляются «не ради результата». Так саморегулируется суточный бюджет энергии, «приход» совмещается с «расходом» [Дольник, 1995, с.173]. «Активное бездельничанье» — ещё и «пересмотр» отношения к новым и

²⁷⁸в смысле не суровости условий существования (они как раз мягче), но исторической нетипичности, филогенетического незнакомства городских биотопов для подавляющего большинства освоивших их видов позвоночных, их выхода за пределы фундаментальной ниши данных видов.

непривычным объектам²⁷⁹, параллельный тому, что уже происходит в «городских» популяциях (интерес, приближение и исследование вместо преобладавших до урбанизации настороженности и «автоматического» бегства либо отслеживания в напряжении). Т.е. урбосреда в силу сложности, гетерогенности и изменчивости её компонентов предоставляет возможность для прогресса исследовательской и рассудочной деятельности, одновременно «подталкивая» городских птиц к использованию её объектов, ситуаций и процессов именно в этом качестве.

Поэтому она развивающая «даже дважды». Например, городские кроличьи сычи при уменьшенной дистанции взлёта имеют такой же уровень кортикостерона, как сельские. У отдельных особей его содержание (в перьях, т. е. долговременное) также не связано с величиной дистанции взлёта в конкретный момент. Не связана с ним и повышенная вдвое выживаемость городских птиц [Rebolo-Ifrán et al., 2015], т. е. даже по завершению урбанизации конкретные беспокоящие объекты или события в городе всё же не действуют как дополнительный²⁸⁰ стрессор — ни в каждый отдельный момент, ни долговременно. На мексиканских чечевичниках также показано, что присутствие человека стрессировало «сельских» птиц намного сильнее, чем «городских». Реакция тех и других на хищника была одинаковой, также как разница в реагировании на модель ястреба vs модель горлицы [Weaver et al., 2018], т. е. урбосреда не меняет реакцию «городских» птиц на опасность. Больше того, регулярное беспокойство человеком снижало способность к решению задач на новый способ кормодобывания у «сельских», но не городских чечевичников (равно выращенных в лаборатории). Птицы должны были сдвинуть клювом скользящую крышку с приоткрытой кормушки слева направо, чтобы получить доступ к семенам подсолнечника. Лучший предиктор решения задачи — долгий подробный осмотр птицей проблемного поля перед собственно действием. Он подавляется беспокойством у «сельских», но не «городских» птиц [Cook et al., 2017].

27921.09.2010 в национальном парке «Лосиный остров» один из авторов наблюдал, как ворон дразнил пару собак — из той стаи бездомных собак, которые перемещаются между визит-центром в Мытищинском лесопарке и Нехлюдовым рукавом. Сидя на сухом дереве над ними, он крукал так, что в его круканьях был акустический компонент, очень сходный с собачьим лаем (как минимум на слух). Собаки злились и лаяли в ответ, заходясь всё больше и больше; в том числе потому, что ворон перелетал по ветвям кроны всё ниже и ниже к псам, и вставлял свои круканья точно между их лаями.

280К «базовому» стрессированию воздействию урбосреды, отражённому в учащении дыхания, большей интенсивности криков бедствия и пр. реактивности «городских» птиц сравнительно с «сельскими».

5.5. Осторожность городских птиц не снижается, но делается контекстуальной

Рост переключаемости и зависимости от контекста при урбанизации у разных видов идёт в большей или меньшей степени, но захватывает все черты индивидуального поведения, изучавшиеся сравнительно с исходными популяциями. На более урбанизированных территориях дистанция взлёта всех видов значимо ниже, но больше зависит от ситуации: типа растительности, интенсивности посещения, способа приближения — пешеходы, велосипедисты и т.д., а главное, активности интереса к птицам [Møller, 2008, 2010a, 2014; Mikula, 2014; Blumstein, 2014]. При прочих равных больший уровень шума укорачивает дистанцию взлёта, т. к. в этих условиях люди могут подойти ближе [Petrelli et al., 2017]. У «городских» (но не сельских) кроличьих сычей дистанция взлёта значимо укорачивается на протяжении репродуктивного периода; будучи потревоженными, они быстрее возвращаются к гнезду, хотя и не агрессивней в его защите, т. е. быстрее восстанавливаются после стресса [Cavalli et al., 2016]. Другой пример: по сравнению с сизьтльцами берлинцы значимо больше заботятся о птицах (ставя кормушки, развешивая гнездовья) и меньше их беспокоят (активно отпугивая и преследуя, что обычно при восприятии их лишь как проблемы — источника грязи, шума, распространения инфекций, угрозы садам и т.д.). Это различие сохраняется на всём протяжении городского градиента [Clucas, Marzluff, 2012, fig.2-3], определяя большую дистанцию взлёта в «сельских» популяциях скворца и американской вороны *C.brachyrhynchos* вокруг Сизтла, чем скворца и серой вороны вокруг Берлина. «Вверх» по обоим городским градиентам данное различие уменьшается (как и абсолютные величины дистанций взлёта), и делается незначимым в собственно городе у ворон, но не у скворцов.

Домовый воробей в Берлине и странствующий дрозд *Turdus migratorius* в Сизтле устойчивы к беспокойству со стороны человека, дистанция взлёта у них минимальна, и почти не меняется в зависимости от степени урбанизации или беспокойства птиц человеком. При одном и том же их уровне средняя дистанция взлёта скворцов и врановых вокруг Сизтла выше, чем вокруг Берлина [Clucas, Marzluff, 2012]. Видно, что падение дистанции взлёта «городских» птиц отражает отнюдь не опасность, следующую из появления данного человека здесь и сейчас, но отношение к ним, издавна сложившееся в культуре горожан. Можно предположить, что с её изменением дистанция взлёта (и оборонительное поведение в целом) также будет меняться: это предположение оправдывается, о чём ниже. Это же видим в контактах с человеком и техникой у видов, освоивших «островные» биотопы в других

антропогенно изменённых ландшафтах, например черного коршуна, тетеревятника, перепелятника, канюка *B.buteo*, осоеда *Pernis apivorus*, орла-карлика *Hieraaetus pennatus*, заселивших лесные микрофрагменты на Верхнем Дону. Там они не только достигли намного большей плотности, чем в крупных лесных массивах [Фридман и др., 2016, рис.8], но одновременно поменяли ответ на направленный интерес наблюдателя. В лесах хищники обнаруживали его за 50-100 м от гнезда и беспокоились, летая над ним с криками. В «островных» биотопах реакция противоположна: даже при прохождении в 10-20 м от гнезда они затаиваются, вжимаясь в леток и внимательно наблюдая за людьми, чтобы немедля и бесшумно исчезнуть при их остановке. Возможен также отлёт заранее, но не поведение, видимое издали. Это реакция именно на направленный интерес к птицам и их гнездам. Гнездящимся парам вполне безразличны едущие мимо машины, люди и техника на сельхозработках, их голоса, сходное с выстрелом щёлканье кнута. Настороженность возникала немедля с появлением тихих людей с биноклями, их направление на гнездо заставляло птиц вжаться в лоток и пр. [Галушин и др., 2015].

Другой пример — гуси *Anser spp.* считаются одними из самых осторожных птиц, а охота на них — одной из самых сложных. В пойме р.Унжи напротив г.Кологрива (Костромская обл.) усилиями охотоведа А.А.Васечкина с 1989 г. она запрещена. В следующие годы возникла многотысячная остановка гусей на весеннем пролёте, исключительно толерантных к приближению наблюдателя (если оно идёт постепенно, с остановками при появлении признаков беспокойства в стае). Они быстро успокаиваются даже при направленном беспокойстве (чтобы прочесть шейные кольца, или когда пойманные птицы бьются в сети). Однако они не стали «доверчивей»: легко отделяют наблюдателей от смертельно опасных охотников, и сверхосторожны по отношению к ним, как и к машинам того типа, из которых раздавались выстрелы — при безразличии к тракторам и т. д. сельхозтехнике [Галушин и др., 2015].

Это верно и для оборонительного поведения. Как минимум до успешного завершения урбанизации (включая третий этап экспоненциального роста городской популяции) «городские» особи весьма чувствительны даже к простому беспокойству людьми, техникой и другими агентами городской жизни, хотя позже выработают резистентность. Зачастую в это время они *более* насторожены и избегают беспокойства не менее чем реальных опасностей, стремление оставаться «невидимым» задаёт пространство-время их городской активности. Отказ от подобной бдительности (с резким падением дистанций взлёта) сильно запаздывает, отмечаясь тогда, когда в экологии «городских» особей уже мало что изменяется. Успешное освоение урбандиаффа совершается

при повышенной осторожности²⁸¹: птицы, быстро заселяющие природные территории города и даже небольшие «зелёные острова» среди застройки, ведут себя максимально незаметно, почти не попадают на глаза²⁸². Это хорошо согласуется с подъёмом уровня гормона стресса — кортизола в начале урбанизации «диких» видов птиц, так же как на другие сдвиги видотипичного «кружева» биотопов — пятна нарушений, фрагментацию извне, инсультацию изнутри и пр. [Bonier, 2012, table 2]. Лишь постепенно всё большая часть объектов и ситуаций, «возникающих» перед особью в урбосреде, усиливает равнодушие к ним птиц, не имеющее ничего общего с позитивным отношением к прежним опасностям. В этот период падает средняя дистанция взлёта, растёт её вариация, но снижается повторяемость у одних и тех же птиц.

281Как исключение, оно сопрягается с ростом толерантности к человеку у некоторых синантропов, ставших таковыми вне города, в с/х ландшафте и сельских населённых пунктах [Møller, 2009].

282С повышенной осторожностью большинства особей данного вида на первых шагах урбанизации контрастируют встречи отдельных пар, у которых она резко ослаблена или отсутствует. Так, в 2013 г. в г.Ноябрьске (Тюменская область) пара дербников *Falco columbarius* заняла гнездо в 230 м от взлётно-посадочной полосы аэропорта (ВПП). Не проявляя беспокойства, они успешно вывели птенцов. Здесь же на юго-юго-западной части лётного поля нашли гнездо среднего кроншнепа *Numenius phaeopus*, в 53 м от края ВПП, и в 74 м от её центральной оси. В метре от него была гнездовая ямка, видимо прошлогодняя; скорей всего, кулики так гнездились не первый год. Намного более осторожный большой кроншнеп *Numenius arquata* устроил гнездо в 60 м от промысловой (грунтовой) дороги на полуткрытом мочажинно-озерковом верховом болоте Лукьявинского месторождения (район оз. Кутлопьяунлор, северо-восточнее г. Нижнесортымский).

Большой пёстрый дятел гнезвился 2 года подряд (2015 и 2016 гг.) в одном из парков Сургута в одном и том же дупле на осине в 1,3 м от ближайшей пешеходной дорожки. Дупло находилось на высоте 1 м, в 9 м от него стояла скамейка, подростки птенцы постоянно привлекали внимание гуляющих и присаживающихся горожан. Также в 1 м от людной дорожки в этом же парке гнезвился поползень (в дуплянке на высоте менее 3 м). В нескольких метрах от автомобильных и пешеходных дорог д. Юган и г.Сургут гнездились отдельные пары жёлтых трясогузок *Motacilla flava* и азиатских черноголовых чеканов *Saxicola taurus*. Гнездо трясогузки, найденное в 2017 г. в Сургуте, размещалось на зеленой полосе между тротуаром (в 11 м) и оживленной автодорогой (в 5 м). Оба вида гнездились на летном поле аэропорта «Сургут» (2013 г.).

В 2016 г. гнездовая группировка 5 пар берингийских трясогузок *Motacilla tschutschensis* отмечена на летном поле аэропорта «Белоярский», гнездо одной пары было в 85 м от края ВПП. В 33 м от него находилось пассивное отпугивающее светоотражающее устройство из оптических (лазерных) дисков, в 500 м — электронный цифровой отпугиватель птиц серии Bird Gard, к обоим птицы были вполне равнодушны. Скопа *Pandion haliaetus* регулярно гнездится на нефтепромыслах. Ежегодно заселяемые гнёзда отдельных пар строятся в нескольких десятках метрах от промысловых дорог, минимум ~ 40 м [Емцев, Поргунёв, 2017].

Данные особи неслучайно концентрируются именно в городе, они выступают предвестниками «равнодушия» к фактору беспокойства, появляющегося по завершению урбанизации.

Так ведут себя многие успешно урбанизирующиеся виды (точнее, их динамичные популяции) — европейский тювик *A.brevipes* на Ставрополье, орёл-могильник *Aquila heliaca*²⁸³ в Волгоградской обл., белоспинный дятел *D.leucotos* в лесопарках Москвы [Белик и др., 2010; Белик и др., 2011; Федосов, 2013, цит. по: Фридман и др., 2016]. Успешная урбанизация кустарниковых большеногов *Alectura lathamii* в пригородах Сиднея не снизила их дистанции взлёта на «островах» городских ООПТ, с естественной растительностью. Она понижается (несильно, на уровне тенденции) при поселении в более гемеробных ландшафтах (сады, улицы, лужайки) — лучше просматриваемых, с большим уровнем беспокойства, но сравнимых по реальной опасности. Коэффициент вариации у дистанций взлёта «городских» птиц также растёт, показывая сугубую ситуативность их реагирования. Дистанция настораживания при переходе в урболандшафт снижается много медленней, т. е. они не «доверчивей» к потенциальной опасности [Hall et al., 2020].

Так, чёрные вороны *C. corone orientalis* при быстром освоении г.Иркутска (1967-1979 гг.) оставались предельно осторожными [Липин и др., 1983, цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009]. Также как при сохранении *G.fuliginosa* прежней дистанции бегства на необитаемых островах, очищенных от хищника ~10 лет назад [Gotanda, 2020], здесь сохранялась «инерция» реальной опасности. В 1950-е годы окрестности Иркутска бесконтрольно использовались для охоты. Вороны строго выдерживали дистанцию выстрела и считались крайне осторожными птицами. Хотя они и гнездились в пригородах Иркутска, но чётко тяготели к окрестным сёлам. Большое количество ворон ежегодно зимовало вокруг Иркутска: кормились на городской свалке, но на ночёвку летели в пойменные ельники в 5-10 км вверх по р.Иркут. В центре города птицы не останавливались, преодолевая его только по воздуху. Весной в предгнездовое время летящие вороны даже окрикивали прохожих на городских улицах — как и других хищников [Липин и др., 1983, цит. по: Фридман и др., 2009]. Даже поселившись в городе, вороны освоили лишь крыши многоэтажных домов и днём не рисковали спускаться вниз. Они добывали корм в ранние утренние часы, успевая за столь ограниченное время даже запасти его впрок на крышах. Лишь в 1979 году, когда популяция превысила 100 гнездящихся пар, некоторые вороны спускались и днём. Уже через год они появились в скверах, на пешеходных дорожках парков, во дворах и т.п. Дистанция вспугивания упала до 5-10 м. К началу 1980-х гг. вороны в поисках корма совершали патрульные полёты в

²⁸³Повышенная осторожность к технике и людям сохраняется несмотря на благожелательность их к орлам, примелькавшимся у селений и не вызывающим интереса. Численность вида растёт, вопреки сокращению популяции малого суслика *Spermophilus ruggatae* [Корепов, Строков, 2015, цит.по: Фридман и др., 2016].

скоплениях людей, хватали добычу среди публики. Тогда же они потеряли осторожность на гнёздах и гнездовых участках: открыто таскали строительный материал, демонстрировали брачное поведение, окрикивали хищников, изгоняли территориальных конкурентов, не обращая внимания на людей и машины [Липин и др., 1983, цит. по: Фридман и др., 2009].

«Инерционное» сохранение прежней настороженности всё время освоения новых местообитаний (часто и далее) фиксируется и в других «рукотворных ландшафтах». Так, остались сторожками клинтухи *C. oenas*, в 2010-х гг.²⁸⁴ начавшие гнездиться на ЛЭП и держащиеся в сельхозландшафте: быстрый рост численности птиц этого экотипа, независимо появившегося в разных районах юга России и Украины, ведёт ко всё более частому появлению в сёлах, потом и гнездованию там. Всё это время дистанция взлёта оставалась высокой: её снижение, рост безразличия к людям отмечены лишь с 2016 г., после подъёма численности в новом ландшафте [Соколов, 2017]. Белолобые ласточки *Petrochelidon pyrrhonota*, селясь на мостах и эстакадах, сталкиваются с реальной опасностью — несущимися машинами, но эти места весьма привлекательны. Противоречие разрешилось большей резистентностью птиц к транспортному потоку (т. е. уменьшением дистанции взлёта) и одновременно микрорволюционными изменениями: укорочением крыльев, делающим их маневренней. Они не стали доверчивее к опасности, но лучше «уворачиваются» от неё, почему могут подпустить ближе. Действительно, гибель ласточек значительно сократилась [Brown, Brown, 2013]. Сокращение гибели через несколько лет после освоения микроурбанотерриторий отмечено и у скалистой ласточки *Ptyonoprogne rupestris*, в последние 30 лет гнездящейся во Франции и Швейцарии на зданиях, в Албании – в брошенных бомбоубежищах, на северном Кавказе – на балконах многоэтажных зданий, в недостроенных или заброшенных домах, в заброшенных зданиях рудника Эльбрусского, на сводах гротов в парках г. Кисловодска, на высокогорной станции канатной дороги на хребте Мусса-Ачитара и пр. [Glutz von Blotzheim u.a., 2012; Тельпов и др., 2012].

Отсюда повышенная толерантность к людям, способность гнездиться рядом с человеческими постройками, даже «не выходя» из внутригородских «островов» лесных, луговых, заболоченных и т.д. биотопов отражает успех урбанизации (начавшейся уже довольно давно), а не его *предпосылки*, как часто утверждается, см.: [Møller, Diaz, 2018b]. Сравнение 50 пар близких видов показывает, что способные устойчиво гнездиться ближе к человеку при повышенном беспокойстве (а то и

284Просмотр дневниковых записей позволил А.Ю. Соколову [2017] отнести начало освоения новой ниши к более ранним срокам — с 2005-х гг. или даже с 1999 г., когда в ряде районов Воронежской обл. клинтухи стали регулярно встречаться в агроландшафтах.

опасности от него) успешней урбанизируются и чаще вытесняют близкие формы, а не наоборот. Они же в городских биотопах начинают гнездиться раньше, и размножаются дольше, чем в сельских [Møller, Diaz, 2018a]. Всё это показывает их главное конкурентное преимущество в урбосреде – большую устойчивость «городских» вариантов популяционной системы сравнительно с исходными и опережающий рост этой устойчивости при освоении города сравнительно с подъёмом всех «возмущений» среды [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.3; Фридман и др., 2016; Фридман, Суслов, 2018].

Это ещё верней действует для млекопитающих [McCleery, 2010]. В «городских» колониях чернохвостых луговых собачек *Cynomys ludovicianus*, изолированных застройкой г.Денвера (штат Колорадо), настороженность повышена. Лишь со временем она упала до уровня, меньшего, чем присущ им в открытых травянистых ландшафтах [Magle, Angeloni, 2011]. «Городские» зверьки лучше дифференцируют потенциальную опасность от беспокойства, к которому привыкли. Анализ влияния разных видов человеческой деятельности на оленей вапити *Cervus elaphus* и вилорогов *Antilocapra americana* вдоль транспортного коридора через национальный парк Grand Teton (США) показал устойчивое уменьшение настороженности и вероятностей бегства вглубь массива, перемещения вдоль трассы и затаивания при усилении потока автотранспорта и, соответственно, шума. И наоборот, возростала чувствительность к пешеходам и мотоциклистам, звуки от которых контрастировали с «фоном» шумов автотранспорта, интенсифицировался ответ на них оборонительным поведением [Brown et al., 2012]. Искусственное воспроизведение шума автодорог повысило бдительность *C.ludovicianus* и дистанцию, при которой они убегают от приближающегося человека. Эти изменения усиливались в следующих повторностях опыта, однако так луговые собачки реагировали только на данного наблюдателя, а не на прохожих [Shannon et al., 2016].

Подобные данные ещё раз показывают, что урбанизация вида не означает его синантропности. Первое может следовать из второго, но только у меньшинства видов, находящего в городах аналоги исходных биотопов (каменка *Oenanthe oenanthe*, горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros*, канареечный вьюрок *Serinus serinus*, домовый воробей, касатка *Hirundo rustica* и воронок, сирийский дятел *D.syriacus*, хохлатый жаворонок *Galerida cristata*, коноплянка *Linaria cannabina*, щегол *Carduelis carduelis* и пр., см. [Фридман, Ерёмкин, 2009, табл.2, Фридман, Суслов, 2018, табл.2]). Это прежде всего здания и сооружения, стройки, пустыри с луговыми участками разной степени вытоптанности, мозаичные участки полей, садов, строений сельского типа и т.д. сохраняющиеся в городе варианты скального или «традиционного

сельхозландшафта». И наоборот, виды-синантропы могут вовсе не быть урбанистами, обитать в основном (или только) в сельхозландшафтах и сельских населённых пунктах: таковы многие жаворонки, воробьи, ткачики, овсянки, канареечные вьюрки и пр. Урбанизация может вести к синантропности и когда вид из природных территорий города переходит к гнездованию прямо в застройке (с промежуточным этапом обитания на «зелёных островах» всё меньшей площади и сильнее изолированных селитебной зоной). Это также присуще сугубому меньшинству видов, успешно урбанизовавшихся в смысле устойчивого существования на «архипелаге» природных территорий, большей численности там, чем в местообитаниях региона и пр. Если такое случается, то не сразу по появлению жизнеспособной городской популяции, но через первые десятки лет, как у чёрного дрозда, вяхира, сойки и т.д. [Фридман, Ерёмкин, 2009; Evans et al., 2010].

Сущностные различия урбанизации и синантропии как приспособлений птиц к разным (лишь отчасти пересекающимся) «рукотворным ландшафтам» хорошо видно из того, что так называемые «традиционные синантропы» в современных городах весьма уязвимы, а недавно урбанизовавшиеся виды процветают, в том числе в «третьем» мире, где ускоренное развитие городских систем началось относительно недавно, с 1990-х гг. Из трёх крупных родов – *Corvus*, *Turdus* и *Columba* (каждый из >40 видов, распространённых по всему миру, и сильно различных по «позиции» на оси специалист-генералист) за этот период начали урбанизацию все, испытывавшие «давление» новых агломераций, а многие и завершили её [Evans et al., 2010]. Большая ситуативность реакций «городских» птиц проявляется в том, что одни и те же особи меняют дистанцию взлёта в зависимости от местонахождения: в одних районах города или местообитаниях внутри участка она значимо больше, чем в других, при одном и том же способе беспокойства. Исходя из собственного опыта, они «маркируют» разные участки урболандшафта как более или менее безопасные, и соответственно изменяют настороженность в отношении одних и тех же объектов. Так, калининградские вяхири, в городе подпускающие вплотную, как сизари, за городом на кормёжке так же осторожны, как и дикие (Е.Л. Лыков, личн.сообщ.). Другой пример — чёрные дрозды в городских парках Мадрида более насторожены, меньше кормят птенцов и избегают тропинок, когда по ним движется поток отдыхающих. Они давно приспособились к фактору беспокойства, в целом став более резистентными, и именно потому «делают поправку» на его изменения внутри участка [Fernández-Juricic, Tellería 2000, цит.по: Kitchen et al., 2011].

Отсутствие общего снижения страха при урбанизации также показывают ряд контринтуитивных данных о поведении «городских» птиц. С одной стороны, более инновативные виды и более неофобны, позже показываются на кормушках при добавлении новых объектов. Однако на контрольных кормушках после беспокойства они же показываются *быстрее*, т. е. не «более боязливы», а лучше дифференцируют ситуацию и точнее реагируют на контекст, см. влияние переменной «дистанция до антропогенных источников корма» в: [Dukatez et al., 2017]. Действительно, время задержки прилёта на кормушку с новым объектом сильно зависит от типа последнего и варьирует между видами, см. опыты с 9 видами птиц о.Барбадос, два из которых, различающиеся по инновативности — *C. passerina* и *L. barbadensis* — вообще к новизне нечувствительны [Dukatez et al., 2017]). Время задержки значимо различалось в зависимости от контекста (близость источника антропогенного корма: надо полагать, это признак относительной безопасности данной кормушки) для всех 3-х типов новых объектов, опять же, с учётом видовой специфики (у *L. barbadensis* — нет). Меньшая неофобность в данной ситуации, присущая другими видам, не зависела от инновативности или «сельской» vs «городской» среды в местах постановки опытов [Dukatez et al., 2017]. Отсюда мы видим, что:

а) адекватная оценка контекста присуща всем видам, этот фактор реагирования значим всегда, независимо от инновативности (т. е. опосредованно от интеллекта), урбанизация лишь усиливает все способности этого рода;

б) урбанизация не меняет страх перед потенциальной опасностью — это скорей видовая характеристика. Последний даже усилен у видов: **а)** более «сообразительных» — более инновативных, с большей относительной массой мозга [Greggor et al., 2016; Dukatez et al., 2017] и **б)** давно синантропных, особенно приспособившихся к постоянному контакту с человеком ещё в сельских поселениях, т. е. до урбанизации (домовый воробей, врановые, разные трупиялы). В ряде случаев урбанизация неофобию и увеличивает. Страх перед новым объектом у врановых (как и у домовых воробьёв, мексиканских чечевичников или блестящих воловьих птиц *Molothrus bohariensis*) намного сильнее, чем у прочих видов, как и индивидуальные вариации в его проявлении, особенно в отношении пищи [Brown, Jones, 2016; Stanback, Burke, 2020]. Что сопрягается с лучшей дифференцировкой подобных объектов и ситуаций, в которых с ними сближаются, именно у врановых птиц сравнительно с «не-врановыми» (а не наоборот, как можно думать). Опыты A.L. Greggor et al. [2016] с подстановкой кормовых столиков с арахисом, в угол которых крепили разные типы объектов:

а) явно искусственный,

- б) подобный куску городского мусора,
- в) подобный деревяшке или иной природной вещи,

показывают, что не-врановые их не дифференцируют: у них не меняются вероятность избегания, интенсивность посещений и частота кормления в зависимости от а)-в). Тестировали 12 урбанизированных видов птиц, 5 из них — врановые (галка, сойка, грач, серая ворона, сорока, прочие — лазоревка, большая синица, зарянка, чёрный дрозд, вяхирь и зяблик) в их среде обитания: сельских и городских местностях востока и юго-запада Англии. Врановые более неофобны в отношении всех трёх типов объектов: значимо дольше избегают, реже подходят к столикам, много менее интенсивно питаются, чем не-врановые [Greggor et al., 2016, fig.4-5]. Однако в противоположность последним, врановые дифференцировано реагируют на объекты: меньше всего сокращают посещение и питание в б), несколько больше — в), максимально в а) [Greggor et al., 2016, fig.2]. Наконец, именно у «городских», но не «сельских» птиц избегание столиков с подобием мусора сокращается значимо быстрее, чем столиков с другими объектами, т. е. урбанизация делает относительным страх перед теми из них, что уже попадались птицам. Врановые и другие виды тут не различаются [Greggor et al., 2016, fig.3].

Ещё важнее эти корректировки для урбанизированных видов млекопитающих, больше боящихся человека, чем собак и других хищников. И не зря: охотники убивают свою добычу в 14 раз чаще, чем естественные враги тех же видов за сравнимое число попыток; люди убивают наиболее здоровых и взрослых особей, своего рода «репродуктивный капитал» популяции, не ослабленных и стрессированных, как их естественные враги и даже домашние собаки. Среди сайгаков *Saiga tatarica*, пойманных борзыми, все особи имели те или иные патологии, среди отстрелянных охотоведами именно с целью выбраковки больных — лишь треть. То же касается пойманных ими зайцев в сравнении с отстрелянными охотниками [Darimont et al., 2015; Северцов, Шубкина, 2019].

Урбанизируясь, разные виды млекопитающих, независимо от размера участка обитания, меняют использование пространства и/или временные режимы активности так, чтобы минимизировать встречи с людьми, в том числе реже пересекать дорожки и другие места, где возможен контакт с отдыхающими и их собаками, меньше выходить на поляны, к домам и т.д. Они посещаются ночью или в другие часы с наименьшей вероятностью контакта. Пандемия коронавируса 2020 г. стала естественным экспериментом, показавшим огромную важность «ландшафтов страха», созданных активностью людей (о них см. [Zanette, Clinchy, 2019]), для «городских» популяций млекопитающих. Карантин и другие противоэпидемические мероприятия сильно снизили посещаемость всех

мозаик урболандшафта, от природных территорий до кварталов застройки. Обитающие здесь виды стали активны в местах, которых в присутствии людей избегали, и в часы, когда раньше прохожие их там не видели. Это не недавно вселившиеся, а местные особи, их поведение отражает прекрасное знание территории, просто в обычном режиме «городского метаболизма» они жили незаметно для обывателей [Manenti et al., 2020] — как европейский тювик в Предкавказье и другие успешные синурбанисты.

Наконец, большая толерантность «городских» птиц к потенциальным опасностям отнюдь не снижает способность оценивать риск, связанный с приближением к ним и использованием. Она сохраняется в полной мере, иногда даже усиливается — как и способность отделять реальные угрозы жизни от общего беспокойства. При посещении новых кормушек им нужно учитывать наличие поблизости кошек либо людей и собак, задерживаясь в первом случае и не реагируя во втором. Так, Tryjanowski et al. [2015] в 8 разных польских городах исследовали время, проходящее до посещения разными видами птиц новых кормушек в зависимости от ряда параметров окружения, сравнив его с таковым в ближайшей сельской округе. Выполнено 138 опытов по их постановке (80 в урбосреде, 58 вне города). На кормушках отмечено 43 вида птиц, из которых наиболее обычны 9 — большая синица, лазоревка, болотная гаичка, сойка, зарянка, домовый воробей, зеленушка *Chloris chloris*, поползень, чёрный дрозд (в порядке падения вероятности посещения новой кормушки первыми, см. [Tryjanowski et al., 2015, table 1, fig.1]). Общая частота посещения ими новых кормушек значимо отличается, и больше всего отражает численность в месте опыта, хотя также и неофобию как оценку ситуации в плане возможной опасности. Меньшее время задержки показывает большую готовность принимать риск (следующий из появления новых объектов) и исследовать их вместо бегства, т. е. степень неофилии, большее — соответственно, неофобии. Межвидовые различия по последней вполне сохраняются — домовые воробьи и чёрные дрозды посещают новые кормушки позже не только больших синиц и лазоревек, но также и соек с болотными гаичками. Как и межполовые различия — самцы больших синиц отличаются большей готовностью к принятию риска (а не избеганию) вместо самок, и они значимо чаще бывают на новых кормушках, особенно первыми [Tryjanowski et al., 2015].

С другой стороны, урбанизация значима: все виды быстрее появляются на новых кормушках в городе, чем вне его. Однако не менее значимо окружение: другие кормушки вокруг сокращают время задержки до посещения новых, присутствие кошек — наоборот, удлиняет, а вот пешеходов или собак незначимо. Отмечена тенденция к сокращению латентного периода в присутствии других птиц, на грани значимости

($P=0,057$, table 1 работы) [Tryjanowski et al., 2015]. Появление на знакомых кормушках также зависит от окружения и меняется при добавлении к ним новых объектов (ярко-зелёный шар из резины с пучком волос, данные по 14 польским городам [Tryjanowski et al., 2016]). Их посещаемость разными видами (особенно самым частым — большой синицей) в городах не зависит от численности последних или температуры. Т. е. даже в условиях, способствующих проявлению страха, кормление там — следствие не случайного обнаружения в общем поиске, но знание расположения «местных» кормушек и направленное появление на конкретных из них. Новый объект на кормушке сильнее сокращал число «городских», нежели «сельских» больших синиц; тот же эффект выявлен для других видов-посетителей, но слабее. Наличие других видов птиц вокруг увеличивало число посетителей, как и число кошек или (намного слабей) пешеходов; число собак негативно влияло на посещаемость. Эти зависимости выражены сильнее в городах, чем вне их [Tryjanowski et al., 2016].

В присутствии реальной опасности (кошки) кормушка, даже с новым объектом, активней используется как безопасный источник корма, вместо ожидаемого испуга: а вот собаки, беспокоившие птиц, заметно снижают её ценность. Урбанизация почти не влияет на уровень неophobia (сравни с данными по 9 барбадосским видам [Dukatez et al., 2017]), но явно улучшает оценку риска и одновременно повышает готовность рисковать, когда «есть смысл». Обе работы снова показывают, что «городские» особи (в отличие от одомашненных) не делаются «доверчивей» к новым объектам.

Заключение

Резюмируя, в изменениях при одомашнивании восприятие факторов опасности и беспокойства амальгамированы и вместе меняются в сторону сперва уменьшения, потом — обращения на 180° . В процессе урбанизации, наоборот, восприятие факторов реальной опасности и «просто беспокойства» всё сильнее отделены друг от друга, т. к. в урбосреде они требуют разной реакции. Из единого синдрома они превращаются в локально-обстановочную комбинаторику восприятий, а в пределе (как у ворона, облаивающего собак) могут выступать как частично функционально-перекрывающиеся стратегии, усиливающие здесь и сейчас комфортность (рис.13) даже пессимальной среды. Но этот комплекс не преобразуется в синдром, в ином обстановочном контексте возможно возвращение к простой комбинаторике.

Настороженность к факторам опасности остаётся такой же (иногда повышается), к факторам беспокойства — радикально снижается, при

значимо большей способности их дифференцировать между собой и легче переключаться от полного покоя без каких-либо признаков тревоги к осматриванию и бегству. Всё это мотивирует птиц к исследованию и использованию соответствующих объектов и ситуаций, что ранее подавлялось страхом и бегством. В общем потоке событий городской жизни второе встречается намного чаще (в целом тем чаще, чем урбанизированней территория, на которой селятся птицы, или часть участка, в которой она действует «здесь и сейчас»). Следовательно, общее уменьшение дистанции взлёта при урбанизации отражает именно и только его. «Городские» особи лишь лучше «фильтруют» поток стимулов, делают всё более безразличными к тем, к которым лучше привыкнуть и не обращать внимания: это не опасность, а лишь беспокойство, преобладающее в городской жизни. На немногие события, требующие реакции, они, наоборот, отвечают *сильней*, чем в исходных популяциях. Сравнительно с ними характер реакции в «городских» популяциях лишь усилен и несколько модифицирован, у одомашненных же видов сменён на противоположный: они отвечают слабей, даже если способность к фильтрации сохранена. Эти поведенческие изменения (наряду с рассиндромливанием — «рассыпанием» корреляций между активностями, обязательных для птиц из исходных популяций и заменой синдромов поведенческих признаков на их же локально-обстановочную комбинаторику) представляют собой адаптации широкого значения. Они повышают приспособленность особи сразу в нескольких (часто многих) полярных друг другу проблемных ситуациях, чьё разрешение требует активных действий животного, меняющих прежнюю модель поведения, и одновременно резистентности к средовым «возмущениям» в ситуациях, обеспечивающих особи устойчивую реализацию прежней активности «возмущениям» вопреки. Лучшая дифференциация того и другого, более точное разделение времени и усилий животного между ними дополняет это приспособление, хорошо соответствующее максимальной контрастности урбосреды как в пространстве (гетерогенность), так и во времени (нестабильность каждой ландшафтной мозаики «здесь и сейчас» при быстрой направленной эволюции их общего «кружева» на более длительных временных интервалах).

Показатель дистанции взлёта скрывает два разных процесса оценивания нового и неизвестного — как опасности vs как безразличного и/или отчасти интересного: первый ведёт к бегству, второй — привыканию, отчасти приближению и исследованию. Урбанизация их разделяет, и делает всё точнее оценки обоих, в чём состоит «развивающее» воздействие урбосреды. Доместиканты либо вообще отказываются от оценивания и своё окружение воспринимают всё более дружелюбно, или перекладывают бремя оценки на главного социального

партнера — человека или собратьев, уже сталкивавшихся с похожей проблемой. Отсюда присущая им кооперативность познания: совместное внимание, «считывание» эмоций, чувствительность к социальным «подсказкам» и пр. [Хейр, Вудс, 2014; Дугаткин, Трут, 2019]. Поэтому уменьшение дистанции взлёта при урбанизации — негодный аргумент в отождествлении её с доместикацией. Оно *не* отражает «уменьшение страха» перед бывшей реальной опасностью, а без этого предположения данное отождествление невалидно, как основанное на ложной аналогии (обобщение или разделение явлений идёт по основанию, априорно важному для исследователя, но не для самих сравниваемых феноменов).

Список литературы

- Авилова К.В. Сохранение разнообразия орнитофауны в условиях города // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис, 1998. С. 154–169.
- Авилова К.В. Пути и формы освоения мегаполиса птицами (на примере водоплавающих)// Русск. орнит. журн. 2019. Т.28. №1721. С.968-973.
- Авилова К.В., Волкова Л.Б., Лупачик В.В. и др. Система особо охраняемых природных территорий и экологическая безопасность московского региона: существующее положение//Особо охраняемые природные территории и объекты Владимирской области и сопредельных регионов. Вып.2. Владимир, 2013. С.1-6.
- Авилова К.В., Еремкин Г.С. Природно-техногенный ландшафт как аккумулятор редких видов птиц (на примере очистных сооружений Москвы)// Редкие виды птиц Нечерноземного Центра России: М.: изд-во МПГУ, 1998. С.268-270.
- Авилова К.В., Зубакин В.А., Ерёмкин Г.С. и др. Пути освоения водоплавающими птицами городской среды обитания// Русск. орнит. журн. 2019. Т.28. №1764. С.1982-1989.
- Авилова К.В., Коновалова Т.В. Анализ разнообразия населения птиц долин малых рек окрестностей Звенигородской биостанции (на примере рек Сетуни и Островни) // Труды Звенигородской биологической станции. Т.3. М.: Логос, 2001. С. 228–240.
- аль-Араби. Избранное. Т.1. М.: Языки славянской культуры, ООО «Садра», 2013. 216 с.
- Арсеньев В.К. Встречи в тайге. М.: АСТ, 2022. 132 с.
- Арсеньев В.К. По Уссурийскому краю. М.: изд-во РуДа, 2020. 432 с.
- Артамонова В.С., Махров А.А. Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях: доказательство ведущей роли отбора в эволюции // Генетика. 2006. Т. 42. №.3. С.310-324.
- Аронсон Э., Уилсон Т., Эйкерт Р. Большая психологическая энциклопедия. Психологические законы человеческого поведения. Прайм-Еврознак, 2008. 560 с.
- Багоцкая М.С., Смирнова А.А., Зорина З.А. Изучение способности серых ворон (*Corvus cornix* L.) решать задачи на добывание приманки из трубки с ловушкой// Журн. общ.биол. 2013. Т.74. №1. С.23-33.
- Бадридзе Я.К. Волк. Вопросы онтогенеза поведения, проблемы и метод реинтродукции. М.: ГЕОС, 2003. 117 с.
- Баклушинская И.Ю. Хромосомные перестройки, реорганизация генома и видообразование// Зоол. журн. 2016. Т.95. №4. С.376-393.
- Баник М.В. Ювенильная социальность и проблема колониальности у птиц// Теор.аспекты колониальности у птиц. Ростов-на-Дону: изд-во ЮНЦ РАН, 2012. С.34-43.
- Бардин А.В. Лесная завирушка *Prunella modularis* стала проникать на гнездование в город Печоры //Русск. орнит. ж. 2014. Т.23. №1026. С.2251-2252.
- Баур Э. Введение в экспериментальное изучение наследственности. Юрьев: Типография Маттисена, 1913. 242 с. (Прил. 8 к Трудам Бюро по прикладной ботанике).

- Бейтс Г. Натуралист на Амазонке. М.: Гос. изд-во. географ. лит-ры, 1958. 430 с.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор// Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы). Ред. С.Р. Микулинский, Ю.И. Полянский. Л.: Наука. 1983. С. 266-277.
- Березовиков Н.Н. Сороки *Pica pica* и крупный рогатый скот: проблемная сторона контактов// Русск. орнит. журн. 2007. Т.16. №340. С.40-41.
- Березовиков Н.Н. Сороки *Pica pica* – стенолазы// Русский орнит. журн. 2014. Т.23. №976. С.709-712.
- Березовиков Н.Н. Новый очаг гибридизации большой *Parus major* и бухарской *P. bokharensis* синиц в Алматы и вероятные последствия эксперимента по акклиматизации большой синицы в Тянь-Шане// Русск. орнит. журн. 2014. Т.23. №1016. С.1972-1980.
- Березовиков Н.Н., Романовская И.Р., Колганов Е.И. Многолетнее гнездование большой синицы *Parus major* в металлической трубе ограждения на Чумышском водохранилище (Чуйская долина)// Русск. орнит. журн. 2016. Т.25. №1346. С.3741-3743.
- Березовиков Н.Н., Таболина И.С. Кормление хлебом птенцов лысухи *Fulica atra* и камышницы *Gallinula chloropus* на прудах Караганды// Русск. орнит. журн. 2014. Т.23. №990. С.1205-1209.
- Березовиков Н.Н., Таболина И.С. Новые трофические адаптации большого пёстрого дятла *Dendrocopos major* в зонах отдыха в Каркаралинском бору и случаи кормления птенцов хлебом// Русск. орнит. журн. 2017. Т.26. №1462. С.2592-2596.
- Березовиков Н.Н., Шершнёв Ф.И. Вредоносная деятельность сороки *Pica pica* во фруктовых садах и огородах Катон-Карагая (Южный Алтай)// Русск. орнит. журн. 2013. Т.22. №933. С.2956-2957.
- Белик В.П. Проникновение северных дендрофильных видов птиц в глубь пустынь Казахстана// Беркут. 1997. Т.6. Вип.1-2. С.19-23.
- Белик В.П. Освоение орланом-белохвостом новой адаптации к гнездованию на опорах ЛЭП// Байкал. зоол. журн. 2013. №2 (13). С.5-7.
- Белик В.П., Ветров В.В., Милобог Ю.В. и др. Заселение орланом-белохвостом популяций лесополос в бассейне Дона и Предкавказье // Стрепет. 2008. Т.6. №1. С.113-117.
- Брагин А.О., Чадаева И.В., Суслов В.В. и др. Урбанизация и domestикация// VII Съезд ВОГиС, посвящ. 100-летию каф. генетики СПбГУ, и ассоц. симп. СПб, 2019а. С.695-695.
- Брагин А.О., Суслов В.В., Орлов Ю.Л. Закон или правила гомологических рядов? IV. Урбанизация и domestикация// Экология и эволюция: новые горизонты. Межд.конф. к 100-летию С.С. Шварца. Екатеринбург, 2019б. С.395-396.
- Брезгунова О.А. Кооперативное размножение у врановых (Passeriformes, Corvidae) птиц// Зоол. журн. 2015. Т.94. №1. С.90-90.
- Бутьев В.Т., Фридман В.С. Большой пёстрый дятел. Сирийский дятел. Средний пёстрый дятел. Белоспинный дятел. Трёхпалый дятел. Птицы России и сопредельных регионов. Том Своеобразные-Дятлообразные. М.: Т-во научн.изд. КМК, 2005. С.328-353, 360-397, 423-434.
- Вавилов Н.И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Тип. Рябушинских, 1919. 240 с.

- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов, Губполиграфотдел, 1920. 16 с. Цит. по: Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. С. 10-22.
- Вавилов Н.И. Закономерности в изменчивости растений // Селекция и семеноводство к 1923 г. М.: Новая деревня, 1924. 36 с. Цит. по: Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. С. 130-148.
- Вавилов Н.И. Географическая локализация генов пшениц на земном шаре. Л.: Издательство Академии Наук СССР, 1929а. 6 с.
- Вавилов Н.И. Проблема происхождения культурных растений в современном понимании // Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции. Л.: Изд-во ВИПБиНК и ГИОА, 1929б. С. 11—22.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система. М.-Л.: Сельхозгиз, 1931. 32 с. Цит. по: Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. С. 160-180.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.-Л.: Сельхозгиз, 1935а. 56 с. Цит. по: Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. С. 56-100.
- Вавилов Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (Применительно к запросам селекции) // Теоретические основы селекции растений. Т.1. М.-Л., 1935б. С.893-990.
- Вавилов Н.И. Пути советской растениеводческой науки. (Ответ критикам)// Соц. реконстр. с.-х. 1936. №12. С.33—46.
- Вавилов Н.И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина (доклад на Дарв. сессии АН СССР. 28.XI.1939 г.) // Сов. наука. 1940. № 2. С.55-75.
- Вавилов Н.И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям (ключи к нахождению иммунных форм) //Изв. АН СССР. Сер. биол. 1961. №1. С.117-157.
- Вавилов Н.И. Избр. тр.: В 5 т. Т. 3. Проблемы географии, филогении и селекции пшеницы и ржи. Растительные ресурсы и вопросы систематики культурных растений. М.; Л.: Наука, 1962. С.492—503.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. С. 56-100.
- Вавилов Н.И. Этюды по истории генетики М.: Новый хронограф, 2012. 159 с.
- Вавилов Н.И., Кузнецова Е.С. О генетической природе озимых и яровых растений // Изв. Саратовского с.-х. ин-та. Саратов, 1923. Т.1, вып.1. С.17—41
- Вагнер В.Х. Живой мир пустынь. Спб.: Гидрометеониздат. 1994. 247 с.
- Вагнер В.А. Биологические основания сравнительной психологии: биопсихология. Т.1-2. М.: Наука, 2005. 360 с. и 348 с.
- Вершинин В.Л. Сравнительный анализ спектров морфологических аномалий сеюлотов четырех видов лягушек (*Ranidae*) // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. М.: КМК, 2017. С.52-55.
- Вершинин В.Л., Вершинина С.Д., Неустроева Н.С. Аномалии амфибий как источник информации об адаптивном и эволюционном потенциале// Изв. РАН. Сер. биол. 2018. №2. С.216-224.

- Вёльфлин Г. Классическое искусство. Введение в изучение итальянского Возрождения. Спб.: Алетейя, 1999. 328 с.
- Владимирова Н., Крылов А., Милаковский Б. и др. Влияние дорог и рубок на гибель от пожаров лесов юга Дальнего Востока России // Устойчивое лесопользование. 2017. Т.50. №2. С. 5-9.
- Волкова Л.Б., Соболев Н.А. Разнотравный газон в современной концепции озеленения городов (на примере Москвы)// Лесной вестник. 2015. Т.19. №5. С.145-152.
- Волкова Л.Б., Соболев Н.А. Значение природных и озеленённых территорий для сохранения дневных бабочек в Москве// Проблемы озеленения крупных городов. Сборник мат-лов XXI Межд.научно-практ.форума. М.: Изд-во «Перо». 2019. С.33-41.
- Гамалей Ю.В. Роль симбиогенеза в происхождении сосудистых растений и колонизация ими суши // Ранняя колонизация суши. М.: ПИН РАН, 2012. С.138-157.
- Гаузе Г.Ф. Роль приспособляемости в естественном отборе // Журн. общ. биол. 1940. Т.1. №1. С.105-120.
- Гегель Г.Ф.В.Г. Эстетика. В 4-х тт. М.: изд-во «Искусство», 1968-1973. 330, 326, 623, 667 с.
- Гийо Д. Люди и собаки. М.: НЛО, 2019. 328 с.
- Годфри-Смит П. Чужой разум. М.: АСТ, 2020. 256 с.
- Голубовский М.Г., Чураев Р.Н. Динамическая наследственность и эпигены // Природа. 1997. №4. С.16-25.
- Гончаров Н.П. Центры происхождения культурных растений // Вестн. ВОГиС. 2007. Т.11. №3-4. С.561 — 574.
- Горчаковский П.Л. Антропогенные воздействия на растительный покров: экологические последствия и мониторинг // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии. Екатеринбург: УрО РАН, 1991. С.114-116.
- Грабовский В.И. Социальная структура популяции серых ворон (*Corvus cornix*) на Ленинских горах в Москве// Зоол.журн. 1983. Т.2. №3. С.389-398.
- Грищенко В.Н., Яблоновская-Грищенко Е.Д. Гнездование большой синицы в бетонных столбах контактной сети железной дороги // Беркут. 2004. Т.13. Вип.1. С.12.
- Гришанов Г.В., Шукшина М.С. Урбанизация певчего дрозда (*Turdus philomelos* С. L. Brehm) в Калининграде: история процесса и причины неуспеха// Вестник Балт. Фед. Ун-та. 2015. Вып. 7. С.14-22.
- Гришанова Ю.Н., Гришанов Г.В., Астафьева Т.В. Массовое гнездование вяхиря *Columba palumbus* на зданиях в Калининграде// Русск. орнит. журн. 2020. Т.29. №1950. С.3263-3271.
- Громов В.С. Забота о потомстве у грызунов: физиологические, этологические и эволюционные аспекты. М.: Т-во научн.изд. КМК, 2013. 340 с.
- Громов В.С. Эволюция социальности у млекопитающих. М.: Т-во научн.изд. КМК, 2017. 364 с.
- Гунбин К.В., Суслов В.В., Колчанов Н.А. Ароморфозы и адаптивная молекулярная эволюция// Вестник ВОГиС. 2007. Т.11. №2. С.373-400.
- Гутнов А.Э., Лежава И.Г. Будущее города. М. : Стройиздат, 1977. 126 с.

- Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.-Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1941а. 619 с.
- Дарвин Ч. Лазящие растения. Движение растений // Дарвин Ч. Сочинения. Т.5. М.-Л.: Гос. изд. биол. и мед. лит-ры, 1941б. 543 с.
- Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. Выражение эмоций у человека и животных // Дарвин Ч. Сочинения. Т.5. М.-Л.: Гос. изд. биол. и мед. лит-ры, 1953. 1040 с.
- Денисенко В.К., Павлова И.Г., Рундквист Д.В. Грейзеновые месторождения (онтогенез и филогенез). М.: Недра, 1970. 328 с.
- Добржанский Ф.Г. Обзор генетических исследований видов рода *Drosophila* // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1925. Т. 15. Вып. 5. С. 45 – 56.
- Дольник В.Р. Изучение поведения животных с помощью анализа их бюджетов времени и энергии // Методы исследования в экологии и этологии. Пуццино, 1986. С.94-106.
- Дольник В.Р. Ресурсы времени и энергии у птиц в природе. (Труды ЗИН. т.179). СПб: Наука, 1995. 360 с.
- Драгомиров М.И. Разбор романа «Война и Мир» с военной точки зрения. М. Либроком. 2012. 144 с.
- Дугаткин Л., Трут Л.Н. Как приручить лису (и превратить её в собаку)? Сибирский эволюционный эксперимент. М.: Альпина Нон-фикшн, 2019. 290 с.
- Дутинцов В.А. К вопросу об урбанизации голубой сороки *Cyanopica cyanus* в верхнем Приамурье (на примере города Благовещенска)// Русск. орнит. журн. 2018. Т.28. №1807. С.3721-3733.
- Дуров В.Л. Дрессировка животных. М.: Унив. изд-во, 1924. 507 с.
- Еленкин А.А. Синезелёные водоросли СССР. М.-Л., АН СССР 1936. 682 с.
- Емцев А.А., Поргунёв А.В. О поведенческой толерантности некоторых видов птиц в выборе гнездовых в центральной части Западной Сибири// VI Всеросс. конф. по поведению животных. Мат-лы научн.конф. М.: Т-во научн.изд. КМК. 2017. С.46.
- Емельянов А.Ф. Эволюция наземной биоты в свете биогеографии // Фундаментальные зоологические исследования: Теория и методы. М.; Спб., 2004. С.216-242.
- Ерёмкин Г.С., 2004. Редкие виды птиц г. Москвы и ближнего Подмосковья: динамика фауны в 1985–2003 гг. // Беркут. Т.13. Вып. 2. С.161-182.
- Жигарев И.А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья (популяционный аспект). М.: Прометей, 2004. 232 с.
- Жигарев И.А. Нарушения и видовое богатство сообществ. Эффект «высвобождения ресурсов нарушением»// Научн.тр. МПГУ. Физ.-мат. и естеств.наук. М.: Прометей, 2007. С. 339-350.
- Жирков И.А. Биогеография. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоемов. М.: Т-во научн.изд. КМК, 2017. 580 с.
- Жуков Г.К. Воспоминания и размышления. Т. 1. М.: ОЛМА-ПРЕСС, 2002. 415 с.
- Журавлева И.В., Комарова А.В., Потапов П.В. и др. Малонарушенные лесные территории в бореальных лесах мира. Происхождение, развитие, значение и возможное будущее концепции малонарушенных лесных территорий применительно к бореальным лесам // Russian J. of Ecos. Ecol. 2016. V.1. №.1. DOI: 10.21685/2500-0578- 2016-1-5.

- Завадовский М.М. Пол и развитие его признаков. К анализу формообразования у животных. М.: Госгиз, 1922. 255 с.
- Заварзин Г.А. Старк Ю.С. Анализ запрещенных вариантов в систематике микроорганизмов // Изв. АН СССР. 1966. Сер. биол. № 5. С. 766-786.
- Заварзин Г.А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. М.: Наука, 1974. 141 с.
- Залетаев В.С. Экотоны в биосфере. М.: РАСХН, 1997. 329 с.
- Захаров А.А. Муравьи: стратегия концентрации населения// Журн. общ. биол. 2011. Т.72. № 4. С.269–283.
- Захаров К.В. Урбанизация как основной фактор негативного влияния на местообитания диких животных Московского региона //Бюлл. МОИП. 2013. Т.118. №. 3. С.10-18.
- Захаров К.В. Оценка степени фрагментации местообитаний диких животных искусственными рубежами на примере Московского региона// Бюлл. МОИП. 2015. Т.120. №2. С.3-9.
- Захаров К.В. Отличия в интенсивности застройки открытых и залесённых территорий северного сектора Ближнего Подмоскovie// Актуальные проблемы биологической и химической экологии. Мат-лы VI межд.научно-практ.конф. Мытищи, 2019. С.134-138.
- Зедлаг У. Животный мир Земли. М.: Мир, 1975. 208 с.
- Зеленская Л.А. Охота на сизых голубей *Columba livia* в городе Магадане — новая стратегия кормодобывания у тихоокеанской чайки *Larus schistisagus*// Русск. орнитол. журн. 2014. Т.23. №1055. С.3071-3082.
- Зимароева А.А. Зміни гніздової екології сойки (*Garrulus glandarius*) у зв'язку з її урбанізацією (на прикладі населених пунктів Житомирської області)// Природничий альманах. 2012. Вып.17. С.127-131.
- Зорина З.А., Смирнова А.А. О чём рассказали «говорящие» обезьяны. М.: ЯСК, 2006. 423 с.
- ибн Сина. Книга знания // Избр. филос. соч. М.: Наука, 1980. С. 63 — 228.
- Ильинских Н.Н., Ильинских Е.Н., Ильинских И.Н. и др. Роль полиморфизма гена **DRD4** дофаминэргической системы в успеваемости и поведенческих стереотипах этнически различных когорт студентов// J. Sib. Med. Sci. 2015. №6. С.64-73.
- Ильинских Н.Н. Полиморфизм гена **DRD4** у детей кочевых и урбанизированных коренных жителей севера Западной Сибири / Межд. научно-исслед. ж. 2017. № 12 (54). Ч.1. С.25-27.
- Ильях М.П. Современное состояние ставропольской популяции степной пустельги // Хищные птицы в динамической среде третьего тысячелетия: состояние и перспективы. Кривой Рог, 2012. С.168-173.
- Инге-Вечтомов С.Г., Журавлёва Г.А., Богдарев С.А. Пространственные матрицы эволюции и эволюция пространственных матриц // Проблемы эволюции биосферы. М.: ПИН РАН, 2013. С.48-66.
- ибн Халдун. ал-Мукаддима (Введение). Отрывки // Историко-философский ежегодник 2007. М.: Наука, 2008. С.187-217.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Эвристическая модель эволюции сообщества и его таксономического и экологического разнообразия// Биологическое

- разнообразие: подходы к изучению и сохранению: мат-лы конф. БИН РАН и ЗИН РАН. Спб: Наука, 1992. С.14-15.
- Караваев А.А. Заметки по поведению и биологии домового воробья-альбиноса// Птицы Кавказа: история изучения, жизнь в урбанизированной среде: материалы науч.-практ. конф. Ставрополь, 2013. С. 133-135.
- Карлтон Рей Дж., Макормик-Рей Дж. Живой мир полярных районов. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 248 с.
- Карпачевский М.Л., Ярошенко А.Ю., Зенкевич Ю.Э. и др. Природа Подмосковья: утраты последних двух десятилетий. М.: изд-во ЦОДП, 2009. 92 с.
- Кикнадзе И.И. Роль хромосомного полиморфизма в дивергенции популяций и видов в роде *Chironomus* (Diptera)// Зоол. ж. 2008. Т.87. №6. С.686-701.
- Кист А. Австралия и острова Тихого океана. М.: Прогресс, 1980. 301 с.
- Коблик Е.А. Эволюция и диверсификация палеогнат: вероятный сценарий // Древненёбные птицы. М.: КМК. 2010. С.19-46.
- Коваль С.Ф. Пахари и скотоводы. Новосибирск. СО РАН, 2009. 366.
- Кожин А.Н., Покотилов В.Г., Заметня В.В. Гнездование клинтуха *Columba oenas* в опоре линии электропередачи в Санкт-Петербурге// Русск. орнит. журн. 2021. Т.30. №2024. С.211-214.
- Койре А. Очерки истории философской мысли: о влиянии философских концепций на развитие научных теорий. М.: Прогресс, 1985. 286 с.
- Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С., Глебова О.В. и др. Природный комплекс большого города: Ландшафтно-экологический анализ. М.: МАИК Наука, 2000. 273 с.
- Колчанов, Н. А., Суслов В.В. Кодирование и эволюция сложности биологической организации. В сб.: Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. С.60-97.
- Кораблева Т.П., Корольков Д.В. Теория периодической системы. СПб.: СПбГУ. 2005. 174 с.
- Корбетт Дж. Кумаонские людоеды. М.: Армада-пресс. Зелёная серия. 208 с.
- Корбут В.В. Изменчивость окраски оперения у некоторых видов синантропных птиц// Русск.орнит.ж. 2018. Т.27. №1577. С.1085-1093.
- Корогодин В.И. Близник К.М., Капulyцевич Ю.Г. и др. Некоторые аспекты проблем надёжности клеток и эволюции геномов // Корогодин В.И. Феномен жизни Т.1. М.: Наука. 2010. С. 322-333.
- Корогодин В.И., Корогодина В.Л. Информация как феномен жизни // Корогодин В.И. Феномен жизни. Т.2. М., 2012. С.173-338.
- Коротков В.Н. Основные концепции и методы восстановления природных лесов Восточной Европы// Russian J. Ecosyst. Ecol. 2017. V.2. №1.
- Кошелев А.И., Кошелев В.А., Копылова Т.В. Видовое разнообразие гнездящихся птиц г. Мелитополя в 2015-2018 гг. // Сучасний світ як результат антропогенної діяльності: зб. матеріалів II-ї Всеукр. наук. інтернет-конф. Мелітополь: МДПУ, 2018. С. 30-33.
- Крашенинников И.А. Характеристики пористости городской ткани и пороги интенсификации использования территории. Дисс. канд. арх. М., 2019. 140 с.
- Креславский А.Г. Новый взгляд на адаптивную природу полиморфизма. Концепция псевдонейтральных мутаций// Журн. общ. биол. 1993. Т.54. №6. С. 645-658.

- Кротова А.Ю., Ильинский И.В. Изменения в видовом составе и численности неворобьиных птиц Павловского парка за последние 100 лет// Русск. орнит. журн. 2019. Т.28. №1766. С.2033-2058.
- Кудрявцева Н.Н. Агонистическое поведение: модель, эксперимент, перспективы// Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 1999. Т.85. №1. С.67-83.
- Кудрявцева Н.Н. Нейробиология агрессии. Мыши и люди. Новосибирск. Наука-Центр. 2013. 272 с.
- Кудрявцева Н.Н. Серотонергический контроль агрессивного поведения: новые подходы–новые интерпретации (обзор)// Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2015. Т.65. №5. С.546-546.
- Кудрявцева Н.Н., Филипенко М.Л., Бакштановская И.В. и др. Изменение экспрессии моноаминергических генов под влиянием повторного опыта агонистических взаимодействий: от поведения к гену// Генетика. 2004. Т.40. №6. С.732-748.
- Кузиков И.В. Об урбанизации певчего дрозда *Turdus philomelos* и истории его расселения по населённым пунктам Московского региона// Русск. орнит. журн. 2013. Т.22. №913. С.2319-2330.
- Кунин Е. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. М.: Центрполиграф, 2017. 582 с.
- Куранов Б.Д. Репродуктивные показатели садовой камышевки в городской и пригородной зонах // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Мат-ыл Всес. орнит. конф. Л., 1986. Т.1. С.348-349.
- Куранов Б.Д. Гнездовая биология урбанизированных популяций птиц-дуплогнездников// Сиб.экол. ж. 2009. Т.3. С.429–438.
- Курзев В.А., Матвеев В.Д. В поисках оптимального. Спб.: БХВ-Петербург, 2019. 208 с.
- Лавренченко Л.А. Гибридогенное видообразование у млекопитающих: иллюзия или реальность?// Журнал общей биологии. 2013. Т.74. №4. С.253-267.
- Лавренченко Л.А. Ускоренная морфологическая эволюция при адаптивной радиации млекопитающих — эндемиков Эфиопского нагорья // Современные проблемы биологической эволюции: материалы III Межд. конф. М.: ГДМ, 2017, С. 80-83.
- Лазарев С.С. Принцип хаэссеитас Г.А. Заварзина: основа понимания биологической эволюции как части метафизики («теории») процесса // Проблемы эволюции биосферы. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2013. С.311-339.
- Ламарк Ж.-Б. Философия зоологии // Избр. произведения. Т.1. М.: Изд-во АН СССР, 1955а. С. 171-778.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Лежачий Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас, 1986. 273 с.
- Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 456 с.
- Луговой А.Е. Врановые Закарпатье в XX столетии // Экология врановых птиц в антропогенных ландшафтах. Мат-лы межд. конф. Саранск, 2002. С.83-86.
- Лукашик Е.Е. О встречах домовых воробьёв *Passer domesticus* с aberrантной окраской оперения в Великом Новгороде// Русск. орнит. журн. 2018. Т.27. №1692. С.5493-5497.

- Лыков Е.Л. Фауна, население и экология гнездящихся птиц городов Центральной Европы (на примере Калининграда). Дисс. канд. биол. наук. М., 2009. 286 с.
- Лыков Е.Л., Авилова К.В., Бёме И.Р. Некоторые сравнительные аспекты синантропизации птиц сем. Дроздовых (*Turdidae*) в г. Калининград// Вестн. МГУ. Серия 16. Биол. 2009. №2. С.33-41.
- Лыков Е.Л. Численность и территориальное размещение лысухи (*Fulica atra*) и камышницы (*Gallinula chloropus*) в Калининграде// Вестн. Балт. фед. ун-та им. И. Канта. Сер.: Естеств. и мед.наук. 2015. №7. С.23-29.
- Лыков Е.Л. Гнездящиеся дневные хищные птицы в городах Европы// Мат-лы VI Межд. конф. по соколообразным и совам Северной Евразии. Кривой Рог, 2012. С. 558-565.
- Лыков Е.Л. О возникновении популяций сороки (*Pica pica*) на урбанизированных территориях Палеарктики// Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии. Мат-лы всеросс.конф-ции памяти В.М. Константинова. Казань, 2017. С.128-131.
- Львоцкий М. История физики. М.: Мир, 1970. 464 с.
- Любичев А.А. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и его значение для биологии. О форме естественной системы организмов. Программа общей систематики // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. Сб. статей. М.: Наука, 1982. С. 24-67, 247-253.
- Марфенин Н.Н. Феномен колоничности. М.: изд-во МГУ, 1993. 237 с.
- Малашичев Е.Б., Малашичева Е.Е. Белый аист *Ciconia ciconia* охотится на овсянок *Emberiza* и других воробьиных в Намибии// Русск. орнит. журн. 2018. Т.27. №1673. С.4741-4745.
- Марченко П.С. Состояние среды и основные тенденции изменения фауны наземных позвоночных лесопарковой зоны г. Москвы. Автореф.дисс.канд.биол.наук. М., 2008. 24 с.
- Махров А.А., Болотов И.Н. Экологические причины высокой морфологической пластичности представителей таксона, обитающих в центре его происхождения (на примере благородных лососей *Salmo*) // Изв. РАН. Сер. Биол. 2019. №1. С.43–51.
- Мацюра А.В., Зимарова А.А. Синантропизация врановых и особенности их адаптаций к антропогенным ландшафтам// Acta Biologica Sibirica. 2016. Т.2. №1. С.150-199.
- Маркель А.Л. Стресс и эволюция // Вестник ВОГиС. 2008. Т.12. № 1-2. С. 206 – 215.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. Постановка А.Н.Леонтьевым проблемы филогенеза образа мира и современные исследования в зоопсихологии // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 19946. № 1. С. 3-7.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: Аргус, 1996. 226 с.
- Милобоя Ю.В., Ветров В.В., Стригунов В.И. и др. Балобан (*Falco cherrug* Gray) в Украине и на сопредельных территориях// Бранта. 2010. Вып. 13. С.135-159.
- Мильков Н.Ф. Рукотворные ландшафты. Рассказ об антропогенных комплексах. М.: Мысль, 1978. 86 с.

- Морозов Н.С. Долговременные исследования параметров населения птиц природных территорий больших городов: значение и перспективные направления // Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат. III межд. конф. М: изд-во РАН, 2000. С. 161-162.
- Морозов Н.С., Худяков В.В., Панфилова И.М. Рябинник в большом городе: особенности размножения и репродуктивные потери из-за хищников// 14-я Международ. орнитол. конф. Северной Евразии. 1. Тезисы. Алматы, 2015. С.342-343.
- Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Евсиков В.И. Иммунная система и реализация поведенческих стратегий размножения при паразитарных прессах// Журн.общ. биол. 2003. Т.64. №1. С.23-44.
- Мягков М.С., Губернский Ю.Д., Конова Л.И. и др. Город, архитектура, человек и климат. М.: Архитектура-С, 2007. 344 с.
- Назаренко А.А., Вальчук О.П., Сурмач С.Г. Взлёт и падение популяции малого черноголового дубоноса *Eophona migratoria* в Уссурийском крае на протяжении XX столетия// Русский орнитологический журнал. 2006. Т.15. №316. С.379-387.
- Наливкин Д.В. Элементы симметрии органического мира // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Пермском ун-те. 1925. Т.3. Вып.8. С.291-297.
- Нанкинов Д.Н. Расширение ареала и урбанизация чёрного дрозда *Turdus merula* в Ленинградской области// Русский орнитологический журнал. 2008. Т.17. №444. С.1525-1527.
- Новиков Е. А., Мошкин М.П. Роль стресса в модификации онтогенетических программ// Успех.совр. биол. 2009. Т.129. №3. С.227-238.
- Обозова Т.А., Багоцкая М.С., Смирнова А.А., Зорина З.А. Сравнительная оценка способности разных видов птиц к решению протоорудийных задач// Зоол.ж. 2013. Т.92. №6. С.1-11.
- Огурцов С.В. Использование пространства взрослыми особями серой жабы *Bufo bufo* в летний период // Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетол. общ-ва им. А.М.Никольского. Спб.: 2008. С.319-327.
- Осадчук Л.В., Трут Л.Н. Репродуктивная эндокринология серебристо-черных лисиц: эффекты длительной селекции на доместикационное поведение// Беляевские чтения. Тез. докл. межд. конф. Новосибирск: ИЦиГ, 2017. С.77.
- Павличенко Е. Влияние дорог и рубок на пожарную обстановку в лесах Сибири // Устойчивое лесопользование. 2017. Т.50. №2. С.10-13.
- Перчик Е. Н. Геоурбанистика : учебник для академического бакалавриата. 2-е изд. М.: Юрайт, 2017. 435 с.
- Поздняков А.А. Эволюционная теория И.И. Шмальгаузена: От эволюции онтогенеза до биогеоценотической регуляции эволюции в кибернетической трактовке. М.: ЛЕНАНД, 2021. 210 с.
- Поздняков В.И. К вопросу о синантропизации сойки (*Garrulus glandarius*)// Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии. Мат.межд. конф. Казань, 2017. С.165-167.
- Полищук Л.В. Соотношение между рождаемостью и смертностью, размах колебаний численности и вероятность попадания вида в Красную книгу (на примере млекопитающих) // Журн. общ. биол. 2002. Т.63. №2. С.99-111.

- Поплавская Н.С., Чунков М.М., Юферева В.В. и др. Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) в Предкавказье: генетическая структура городских и пригородных популяций // Генетика. 2019. Т.55. №2. С.1-12.
- Попов С.В. Неопределенность внешней среды и возбуждение/стресс как детерминанты поведения // Журн. общ. биол. 2010. Т.71. №4. С. 287-297.
- Попова Н.К. Доместикация и мозг: сорок лет спустя // Вавил. ж. генет. и селекц. 2017. Т.21. №4. С.414-420.
- Поппер К.Р. Дарвинизм как метафизическая исследовательская программа // Вопросы философии. 1995. Т.12. С.39-44.
- Поппер К.Р. Естественный отбор и возникновение разума. Эволюционная эпистемология и логика социальных наук. Карл Поппер и его критики / Ред. В.И. Садовский. М.: Эдиториал УРСС, 2000. С. 194-209, 75-91.
- Противовоздушная оборона Берлина в период Второй мировой войны. М.: Воениздат, 1947. 317 с.
- Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Рус. энтомол. о-ва. 2002. Т.73. С.1-108.
- Раутиан А.С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции. // Современная палеонтология. Ред. Меннер В.В., Макридин В.П. М.: Недра, 1988. Т.2. С. 76-118.
- Раутиан Г.С. Гомологические ряды в окраске птиц // Природа. 1987. № 10. С.66-74.
- Резанов А.Г. Резанов А.А. Поведение большого пёстрого дятла *Dendrocopos major* при добывании кормов антропогенного происхождения: к вопросу об индивидуальной специализации // Русск. орнит. журн. 2016. Т.25. №1328. С.3117-3123.
- Резникова Ж.И. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоол. ж. 2003. Т.82. №7. С.816-824.
- Роговин К.А. Стресс в раннем онтогенезе как адаптивное явление // Журн. общ. биол. 2019. Т.80. №2. С.95-123.
- Родоман Б.Б. Зелёные изгороди регионов. // Отечественные записки. 2006. № 2 (29). С. 214 – 220
- Родоман Б.Б. Поляризованная биосфера. Смоленск: Ойкумена, 2002. 336 с.
- Рожнов С.В. Закон гомологических рядов Н.И.Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Т-во научн.изд. КМК, 2006. С. 134-147.
- Рэли У. Открытие Гвианы. М.: Географгиз. 1963. 176 с.
- Савостьянов А.Н., Науменко В.С., Синякова Н.А. и др. Взаимосвязь уровня тревожности с полиморфными вариантами гена серотонинового транспортера у русских и тувинцев // Вавил. журн. генет. и селекц. 2014. Т.18. №4/3. С.1268-1280.
- Самойлова А.Д., Аралов А.В. Изучение мест гнездования вяхири *Columba palumbus* L. в Туле // Изв. ТулГУ. Естеств. н. 2021. №2. С.42-46.
- Сахнов В.В. История формирования и современное состояние синурбизированных группировок вяхири (*Columba palumbus*) в Беларуси // Бранта. 2016. Сборн. научн. трудов Азово-Черноморской орнит. станц. 2016. Вип. 19. С. 73-80.
- Северцов А.С., 2008. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Т-во научн.изд. КМК. 176 с.

- Северцов А.С., Шубкина А.В. Эволюционная роль хищных млекопитающих и механизмы ее реализации// Журн.общ. биол. 2015. Т.76. №5. С.355-368.
- Серебровский А.С. Генетический анализ популяции домашних кур горцев Дагестана// Журн. exper. биол. 1927. Т.3. №1-2. С.62-124.
- Сиденко М.В., Воробьева Л.В., Волчан О.В. О гнездовании больших синиц *Parus major* и лазоревки *Parus caeruleus* в вертикальных металлических трубах вольерных ограждений в зоопарке Ростова-на-Дону// Русский орнит. журн. 2017. Т.26. №1431. С.1512-1519.
- Симкин Г.Н. Актуальные проблемы дифференциальной экологии // Экология и охрана птиц. Тез. докл. 8-й Всес. орнит. конф. Кишинёв: Штиинца, 1981. С.205-206.
- Симкин Г.Н. Дифференциальная экология (основные задачи и перспективы) // Экологические исследования и охрана птиц Прибалтийских республик. Каунас, 1982. С.5-8.
- Симпсон Д.Г. Великолепная изоляция: история млекопитающих Южной Америки. М.: Мир, 1983. 256 с.
- Синская Е.Н. Динамика вида. Л.: Сельхозгиз, 1948. 266 с.
- Синская Е.Н. Воспоминания о Н.И. Вавилове. Киев: Наукова думка, 1991. 208 с.
- Смирнова О.В. Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов// Усп. совр. биол. 1998. Т.118. №2. С.148-165.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Коротков В.Н. Теоретические основы оптимизации функции биоразнообразия лесного покрова (синтез современных представлений)//Лесоведение. 2015. №5. С.367-378.
- Струнников В.А., Струнникова Л.В. Гетерозис можно закрепить в потомстве// Природа. 2003. №1. С.3-7.
- Суров А.В., Поплавская Н.С., Богомолов П.Л. и др. Синурбанизация обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L., 1758)// Росс. ж. биол. инвазий. 2015. Т.8. №4. С.105-116.
- Сулов В.В. Дивергентно-конвергентные механизмы в эволюции биоразнообразия//Развитие жизни в процессе абиотических изменений на земле. Иркутск/Листвянка, Ин-т географии им. В.Б.Сочавы СО РАН, 2011. С. 193-207.
- Сулов В.В. Основное противоречие адаптации и пути его разрешения// Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. Иркутск: Байкальский музей Иркутского НЦ СО РАН (Листвянка), 2014. №3. С.102-103.
- Сулов В.В. Малые популяции, образование и целостность вида// Структура вида у млекопитающих. Материалы конференции. М.: Т-во науч.изд. КМК, 2015. С.75.
- Сулов В.В. Целеполагание и эволюция организмов// Труды 18 Всерос. Научно-техн.конф. «Нейроинформатика-2016». Т.1. М., 2016. С.236-248.
- Сулов В.В., Колчанов Н.А. Дарвиновская эволюция и регуляторные генетические системы // Вестник ВОГиС. 2009. Т.13. №2. С.410—439.
- Сулов В.В., Пономаренко М.П., Рассказов Д.А. Закон или правила гомологических рядов? I. Теории эволюции и закон Вавилова. II. Ряды Копа и Вавилова // Экология и эволюция: новые горизонты. Мат-лы межд.симп. к 100летию акад.С.С.Шварца. Екатеринбург, Гуманитарн.ун-т, 2019. С.344-350.

- Сулов В.В., Пономаренко М.П., Рассказов Д.А. Законы Вавилова и Синской// 125 лет прикладной ботаники в России. Тез.докл.межд.конф. СПб: ВИР РАН, 2019. С.286.
- Тараненко Л.И. Орнитофауна города Донецка// Тез.докл. I Всеросс. орнит. конгр. Тверь, 2018. С.323-324.
- Телицын Г.Н. Изучение связи посещаемости лесов и возникновения пожаров// Лесоведение. 1984. №1. С.59-63.
- Тельпов В.А., Юферева В.В., Хохлов А.Н., Ильях М.П. Гнездование скальной ласточки в городе-курорте Кисловодске // Кавказ. орнитол. вестн. 2012. Вып.24. С.82-86.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Тищенко А.А. О некоторых модификациях окраски оперения у птиц природных популяций // Развитие зоологических исследований в Одесском университете. Академик Д.К.Третьяков и его научная школа: Сборник воспоминаний и научных трудов. Одесса, 1999. С.217-221.
- Торопова Н.А., Смирнова О.В. Экологический риск заповедания и пути его преодоления: обзор современных представлений// Вестник ТГУ. 2014. Т.19. №5. С.1577-1580.
- Трапезов О. В. Гомологические ряды изменчивости окраски меха у американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) в условиях domestikации// Вестник ВОГиС. 2007. Т.11. №3-4. С.547-560.
- Трапезов О.В. Генетические основы domestikации// Молекулярная и прикладная генетика. 2014. Т.18. С.118-132.
- Трапезов О.В. Д.К. Беляев о генетико-эволюционных аспектах стресса и стрессуемости //Кролиководство и звероводство. 2020. Т.2. №. 5. С.19-22.
- Трут Л.Н. Домestikация животных в историческом процессе и в эксперименте// Инф.вестн.ВОГИС. 2007. Т.11. №2. С.273-289.
- Трут Л.Н. Эволюционные идеи Д.К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной// Вавил. журн. генет. и селекц. 2008. Т.12. №1-2. С.7-18.
- Тюхтин В.С., Урманцев Ю.А. (ред). Система, Симметрия, Гармония. М.: «Мысль», 1988. 315 с.
- Уилкинс А.С. «Синдром одомашнивания» в свете геномных данных// Вавиловск. журн. генет. и селекц. 2017. Т.21. №4. С.435-442.
- Уоллес А.Р. Естественный подбор. СПб: 1878. 535 с.
- Уоллес А.Р. Дарвинизм, 2е изд. М.: Изд-во Сабашниковых, 1911. 577 с.
- Урманцев Ю.А. Система, симметрия, гармония. М.: Мысль, 1988. 315 с.
- Фабр Ж.А. Жизнь насекомых. Рассказы энтомолога. М. Учпедгиз. 1963. 465 с.
- Фёдоров В.В., Формозов Н.А. История ареалов большой (*Parus major*) и восточной (*Parus minor*) синиц в Приамурье // Зоол. журн. 2011. Т.90. №10. С.1230-1244.
- Фёдоров В.В., Формозов Н.А., Сурин В.Л. и др. Генетические последствия гибридизации большой *Parus major* и восточной *P.minor* синиц в Среднем Приамурье // Зоол. журн. 2006. Т.85. №5. С.621-629.
- Фёдоров В.В., Сурин В.Л., Вальчук О.П. и др. Сохранение морфологической специфики и генетическая интрогрессия в популяциях большой *Parus major* и

- восточной *P. minor* синиц в Среднем Приамурье // Генетика. 2009. Т.45. №7. С.881-892.
- Федорович Е.Ю. Социально-когнитивные способности антропоидов: эволюционные предпосылки нравственных основ сотрудничества у людей// Вопросы прикладной приматологии. Вып.2. Межвед. сб. науч. и науч.-метод. тр. М: Московский зоопарк, 2015. С.33-49.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Богомолов П.Л. и др. Непреднамеренно поставленный эксперимент–заселение вновь созданного городского парка видом-синурбистом обыкновенным хомяком *Cricetus cricetus* L., 1758// Известия РАН. Сер.биол. 2020. №2. С.224-232.
- Фетисов С.А. Необычный способ кормодобывания и вид корма в летнем рационе большого пёстрого дятла *Dendrocopos major* в Псковской области// Русск. орнит. ж. 2015. Т.24. №1158. С.2215-2220.
- Филиппченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. М.-Л.: Госиздат, 1929. 275 с.
- Формозов А.Н. Звери, птицы, и их взаимосвязь со средой обитания. М.: Наука, 1976. 310 с.
- Фридман В.С. Город как рефугиум, и прогноз возвратной урбанизации «диких» видов птиц// Охрана живой природы и природного комплекса Москвы. Мат-лы научн.-практ. совещ. посв.100-летию К.Н. Благосклонова. М.: ЦОДП, 2010. С. 114-120.
- Фридман В.С. Трудности биологической концепции вида и пути их преодоления (на примере птиц)// Беркут. 2012. Т.21. Вип.1-2. С.127-182.
- Фридман В.С. От стимула к символу. Сигналы в коммуникации позвоночных. В 2-х ч. М.: URSS, 2013. 560 с., 424 с.
- Фридман В.С. Что не так с социобиологией?// Социально-экологические технологии. 2016а. №4. С.78-115.
- Фридман В.С. Социальная эволюция *Homo sapiens*: взгляд зоолога// Социально-экологические технологии. 2016б. №1. С.76-88.
- Фридман В.С. Глобальный экологический кризис. По материалам курса лекций «Охрана природы: Биологические основы, имитационные модели, социальные приложения». М: ЛЕНАНД, 2017. 448 с.
- Фридман В.С. Город как заказник: (пока?) неиспользуемая возможность // Памяти Германа Павловича Гапочки / Под ред. Д.Д. Соколова. М., 2018. С. 164–193.
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М.: URSS, 2009. 240 с.
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.С., Захарова Н.Ю. Возвратная урбанизация – последний шанс на спасение уязвимых видов птиц Европы? // Russ. J. Ecosyst. Ecol. 2016. V.1. №4. DOI 10.21685/2500-0578-2016-4-3.
- Фридман В.С., Суслов В.В. Нетривиальные формы конкуренции: «шум» и «помехи» как средства борьбы за существование// Соц.-экол. технологии. 2018. №4. С.64-135.
- Хватов И.А., Гулимова В.И., Барабанов В.М., Соколов А.Ю., Савельев С.В., Харитонов А.Н. Особенности адаптивного поведения хрящепалых гекконов в орбитальном эксперименте // Экспериментальная психология. 2014. Том 7. № 3. С. 44–56.

- Харитонов С.П. Пространственно-этологическая структура колоний околотовных птиц// Зоол.журнал. 2011. Т.90. №7. С.846-860.
- Хейнрих Б. Ворон зимой. М.: Мир, 1994. 335 с.
- Хейр Б., Вудс В. Почему собаки гораздо умней, чем вы думаете. Спб: Питер, 2014. 145 с.
- Хозацкий Л.И. Филогенетическое значение конструкции панциря черепах// Ежегодник Всес. Палеонт. Общ-ва Л., 1965. Т. XVII. С.196-221.
- Холтон Дж. Тематический анализ науки. М.: Наука, 1981. 384 с.
- Циммер К. Она смеётся как мать: могущество и причуды наследственности. М.: Альпина Нон-фикшн, 2020. 594 с.
- Чадов Б.Ф. Онтогены у *Drosophila melanogaster*: генетические особенности и роль в онто- и филогенезе// Современные проблемы генетики, радиобиологии, радиоэкологии и эволюции. Дубна: ОИЯИ, 2007. Т.1. С.80-91.
- Чайковский Ю.В. Выживание мутантного клона. Сообщ. 1. Качественный анализ конкуренции двух клонов Сообщ. 2. Мажорирующий анализ судьбы мутанта в полиморфной колонии// Генетика. 1977. Т. 13. № 8. С.1467-1477, 1478-1488.
- Шапошников Г.Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида// Энтотом. обзор. 1966. Т.45. №1. С.3-35.
- Шафрановский И.И. К вопросу об уточнении универсального принципа симметрии Кюри // Зап. Всесоюз. Минер. о-ва. 1964. Ч. 93. Вып. 4. С. 460- 463.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 153 с.
- Шилова С.А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 201 с.
- Шмальгаузен И.И. Избранные труды. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 359 с.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. М.: Наука. 1990. 160 с.
- Шукшина М.С., Гришанов Г.В. История формирования и современное состояние городской популяции рябинника (*Turdus pilaris* L.) в Калининграде// Вестн. Балт.фед. ун-та им. И. Канта. 2014. №7. С.8-17.
- Шупова Т.В., Чаплыгина А.Б. Необычная гнездовая стаия большой синицы (*Parus major*) // Беркут. 2017. Т.26. Вип.2. С.150-151.
- Щипанов Н.А. Экологические основы управления численностью мелких млекопитающих (Избранные лекции). Учебное пособие. М.: РМАПО, 2007. 98 с.
- Щипанов Н.А. Функциональная структура популяции и видовое разнообразие. Мелкие млекопитающие// Аспекты биоразнообразия. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М.: изд-во МГУ, 2016. С.478-513.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции// Успех. совр. биол, 2004. Т.124. №1. С.28-43.
- Abolins-Abols M., Hope S.F., Ketterson E.D. Effect of acute stressor on reproductive behavior differs between urban and rural birds// Ecol.evol. 2016. V.6. №18. P.6546-6555.
- Agam Y., Vangel M., Roffman J.L. et al. Dissociable genetic contributions to error processing: a multimodal neuroimaging study// PloS one. 2014. V.9. №7. P.e101784.
- Agnvall B., Katajamaa R., Altimiras J. et al. Is domestication driven by reduced fear of humans? Boldness, metabolism and serotonin levels in divergently selected red junglefowl (*Gallus gallus*)// Biology lett. 2015. V.11. №9. P. 20150509.

- Agnvall B., Bétkéy J., Jensen P. Brain size is reduced by selection for tameness in Red Junglefowl—correlated effects in vital organs// Sci.rep. 2017. V.7. №1. P.1-7.
- Akçay Ç., Beck M.L., Sewall K.B. Are signals of aggressive intent less honest in urban habitats?// Behav.Ecol. 2020a. V.31. №1. P.213-221.
- Akçay Ç., Beecher M.D. Multi-modal communication: Song sparrows increase signal redundancy in noise// Biol. Lett. 2019. V.15. №10. P.20190513.
- Akçay Ç., Porsuk Y.K., Avşar A. et al. Song overlapping, noise, and territorial aggression in great tits// Behav.Ecol. 2020b. V.31. №3. P.807-814.
- Alamgir M., Campbell M.J., Sloan S. et al. Economic, socio-political and environmental risks of road development in the tropics// Curr.Biol. 2017. V.27. №20. P.R1130-R1140.
- Alberti M., Correa C., Marzluff J. M. et al. Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations// PNAS. 2017. V.114. №34. P.8951-8956.
- Alfimova M., Korovaitseva G., Lezheiko T. et al. Interaction effects of the **COMT** and **DRD4** genes with anxiety-related traits on selective attention// Span. J. Psychol. 2014. V.17. P.e44. 9 pp.
- Altink M.E., Rommelse N.N., Slaats-Willemse D.I. et al. The dopamine receptor D4 7-repeat allele influences neurocognitive functioning, but this effect is moderated by age and ADHD status: an exploratory study// The World J. Biol. Psych. 2012. V.13. №4. P.293-305.
- Altukhov Y.P., Salmenkova E.A. Straying intensity and genetic differentiation in salmon populations // Aquacult.res. 1994. V. 25. №. S2. P. 99-120.
- Armbruster D., Mueller A., Moser D.A. et al. Interaction effect of D4 dopamine receptor gene and serotonin transporter promoter polymorphism on the cortisol stress response// Behav. Neurosci. 2009. V.123. №6. P.1288-1295.
- Anderson-Teixeira K.J., Hermann V., Cass W.B. et al. Long-Term Impacts of Invasive Insects and Pathogens on Composition, Biomass, and Diversity of Forests in Virginia's Blue Ridge Mountains// Ecosystems. 2020. P.1-17.
- Angel S., Parent J., Civco D.L., Blei A. et al. The dimensions of global urban expansion: Estimates and projections for all countries, 2000–2050// Progr. in Plann. 2011. V.75. №2. P.53-107.
- Angel Sh., Blei A.M., Lamson-Hall P. et al. The atlas of urban expansion — 2016 Edition. V.1. Areas and densities. V.2. Blocks and roads. NY: NY Univ, UN-Habitat, 2016. 500 pp., 564 pp.
- Anguelovski I., Connolly J.J., Masip L. et al. Assessing green gentrification in historically disenfranchised neighborhoods: a longitudinal and spatial analysis of Barcelona// Urban Geography. 2018. V.39. №3. P.458-491.
- Aplin L.M., Sheldon B.C., Morand-Ferron J. Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*// Anim.Behav. 2013. V.85. №6. P.1225–1232.
- Aplin L.M., Farine D.R., Morand-Ferron J. et al. Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds// Nature. 2015. V.518. №7540. P.538–541.
- Arnoux E., Eraud C., Thomas A., Caballo F., Garnier S. , Faivre B. Phenotypic variation of Forest Thrushes *Turdus lherminieri* in Guadeloupe: evidence for geographic differentiation at fine spatial scale// J. Ornithol. 2013. V.154. P.977–985.

- Aronson M.F., La Sorte F.A., Nilon C.H. et al. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers// *Proc. Roy. Soc. B.* 2014. V.281. №1780. P.20133330.
- Atwell J.W., Cardoso G.C., Whittaker D.J. et al. Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation// *Behav. Ecol.* 2012. V.23. №5. P.960-969.
- Auerbach J.G., Faroy M., Ebstein R. et al. The association of the dopamine D4 receptor gene (**DRD4**) and the serotonin transporter promoter gene (**5-HTTLPR**) with temperament in 12-month-old infants// *J. Child Psych. Psychiatr.* 2001. V.42. №6. P.777-783.
- Babbitt C.C., Fedrigo O., Pfefferle A.D. et al. Both noncoding and protein-coding RNAs contribute to gene expression evolution in the primate brain// *Genome Biol. evol.* 2010. V.2. P.67-79.
- Badia P., Culbertson S., Harsh J. Choice of longer or stronger signaled shock over shorter or weaker unsignaled shock // *J. Exp. Anal. Behav.* 1973. V. 19. P. 25–32.
- Badyaev A.V. Reconciling innovation and adaptation during recurrent colonization of urban environments: molecular, genetic, and developmental bases// *Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations*. Eds. Diego Gil & Henrik Brumm. Oxford: Oxf.Univ.Press, 2014. P.155-168.
- Bailey J.N., Breidenthal S.E., Jorgensen M.J. et al. The association of **DRD4** and novelty seeking is found in a nonhuman primate model// *Psych. Genet.* 2007. V.17. №1. P.23-27.
- Baladrón A.V., Cavalli M., Isacch J.P., et al. Burrowing owl nest distribution and density in relation to urban development// *Ethol.Ecol.Evol.* 2020. V.32. №3. P.237-250.
- Baldock K.C., Goddard M.A., Hicks D.M. et al. Where is the UK's pollinator biodiversity? The importance of urban areas for flower-visiting insects// *Proc.Roy.Soc. B.* 2015. V.282. №1803. P.20142849.
- Del Barco-Trillo J. Shyer and larger bird species show more reduced fear of humans when living in urban environments// *Biol.lett.* 2018. V.14. №4. P.20170730.
- Barr C.S., Driscoll C. Neurogenetics of aggressive behavior: studies in primates// *Neuroscience of aggression*. 2013. V.17. P.45-71.
- Batabyal A., Thaker M. Lizards from suburban areas learn faster to stay safe// *Biol.lett.* 2019. V.15. №2. P.20190009.
- Baugh A.T., Witosky K.R., Davidson S.C. et al. Novelty induces behavioural and glucocorticoid responses in a songbird artificially selected for divergent personalities// *Anim.Beh.* 2017. V.130. P.221-231.
- Baum K. A., Haynes K.J., Dilleuth Ph.P., et al. The Matrix Enhances the Effectiveness of Corridors and Stepping Stones // *Ecology*. 2004. V. 85. №10. P.2671–2676.
- Baxter-Gilbert J., Riley J.L., Whiting M.J. Bold New World: urbanization promotes an innate behavioral trait in a lizard// *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2019. V.73. №8. P.105.
- Beans C. News Feature: Cities serve as testbeds for evolutionary change// *PNAS*. 2019. V.116. №8. P.2787-2790.
- Beauchamp G. Function and structure of vigilance in a gregarious species exposed to threats from predators and conspecifics// *Anim. Behav.* 2016. V.116. P.195-201.
- Beck M.L., Davies S., Sewall K.B. Urbanization alters the relationship between coloration and territorial aggression, but not hormones, in song sparrows// *Anim. Behav.* 2018. V.142. P.119-128.

- Bélteki J., Agnvall B., Johnsson M. et al. Domestication and tameness: brain gene expression in red junglefowl selected for less fear of humans suggests effects on reproduction and immunology// Roy.Soc. Open Sci. 2016. V.3. №8. P.160033.
- Bettencourt L. M. The origins of scaling in cities// Science. 2013. V.340. №6139. P.1438-1441.
- Bhaduri N., Das M., Das A.B. et al. Dopamine receptor D4 exon 3 variable number of tandem repeat polymorphism: distribution in eastern Indian population// Ind. J. Human Gen. 2007. V.13. №2. P.54.
- Biaduń W. Sparrowhawk: a new breeding species in the Polish towns// Berkut. 2006. V.15. P.120-124.
- Biondi L.M., Fuentes G.M., Córdoba R.S. et al. Variation in boldness and novelty response between rural and urban predatory birds: The Chimango Caracara, *Milvago chimango* as study case// Behav. Process. 2020. V.173. P.104064.
- Björklund M., Ruiz I., Senar J.C. Genetic differentiation in the urban habitat: the great tits (*Parus major*) of the parks of Barcelona city// Biol. J. Linn. Soc. 2010. V.99. P.9–19.
- Blondel J., Dias P.C., Perret P., Maistre M. Lambrechts M.M. Selection-based biodiversity at a small spatial scale in an insular bird// Science. 1999. V. 285. P.1399–1402.
- Blumstein D.T. Attention, habituation, and antipredator behaviour: implications for urban birds// Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations. Eds. Diego Gil & Henrik Brumm. Oxford: Oxf.Univ.Press, 2014. P.41-53.
- Blumstein D.T. What chasing birds can teach us about predation risk effects: past insights and future directions// J. Ornithol. 2019. V.160. P.587–592.
- Boakes E.H., Mace G.M., McGowan P.J. et al. Extreme contagion in global habitat clearance// Proc. Roy. Soc. B. 2010. V.277. №1684. P.1081-1085.
- Boal C.W. Urban raptors: ecology and conservation of birds of prey in cities. Ed. Clint W. Boal & Cheryl R. Dykstra. Washington, DC, Island Press, 2018. 302 pp.
- Boessenecker R.W., Fordyce R.E. Anatomy, feeding ecology, and ontogeny of a transitional baleen whale: a new genus and species of *Eomysticetidae* (Mammalia: Cetacea) from the Oligocene of New Zealand// PeerJ. 2015. V.3. P.e1129.
- Bókony V., Kulcsár A., Tóth Z. et al. Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*)// PloS one. 2012. V.7. №5. P.e36639.
- Bonier F. Hormones in the city: endocrine ecology of urban birds// Hormones and Behavior. 2012. V.61. №5. P.763-772.
- Bonnefille R. Cenozoic vegetation, climate changes and hominid evolution in tropical Africa// Glob. Planet. Change. 2010. V.72. №4. P.390-411.
- Bosse M., Spurgin L.G., Laine V.N. et al. Recent natural selection causes adaptive evolution of an avian polygenic trait// Science. 2017. V.358. №6361. P.365-368.
- van Bocklaer I., Loader S.P., Roelants K. et al. Gradual adaptation toward a range-expansion phenotype initiated the global radiation of toads // Science. 2010. V.327. №5966. P.679-682.
- Brown C.R., Brown M.B. Where has all the road kill gone?// Curr.Biol. 2013. V.23. №6. P.R233-R234.
- Brown M.J., Jones D.N. Cautious crows: Neophobia in Torresian crows (*Corvus orru*) compared with three other corvids in suburban Australia// Ethology. 2016. V.122. №9. P.726-733.

- Brown C.L., Hardy A.R., Barber J.R. et al. The effect of human activities and their associated noise on ungulate behavior// PloS one. 2012. V.7. №7. P.e40505.
- Bunce M., Worthy T. H., Phillips M.J. et al. The evolutionary history of the extinct ratite moa and New Zealand Neogene paleogeography// PNAS. 2009. V.106. №49. P.20646-20651.
- Burghardt G.M. Play in fishes, frogs and reptiles// Curr. Biol. 2015. V.25. №1. P.R9-R10.
- Burghardt G.M., Ward B., Rosscoe R. Problem of reptile play: Environmental enrichment and play behavior in a captive Nile soft-shelled turtle, *Trionyx triunguis*// Zoo Biology: Publ. in affiliation with the Amer. Zoo and Aquar. Assoc. 1996. V.15. №3. P.223-238.
- Burns F., Eaton M.A., Burfield I.J. et al. Abundance decline in the avifauna of the European Union reveals cross-continental similarities in biodiversity change // Ecol. Evolution. 2021. V.11. №23. P.16647-16660.
- Caizergues A.E., Grégoire A., Charmantier A. Urban versus forest ecotypes are not explained by divergent reproductive selection// Proc.Roy.Soc. B. 2018. V.285. №1882. P.20180261.
- Caizergues A.E., Le Luyer J., Grégoire A. et al. Epigenetics and the city: non-parallel DNA methylation modifications across pairs of urban-rural Great tit populations// Evol. Appl. 2022. V.15. №1. P.149-165.
- Callaghan C.T., Major R.E., Wilshire J. H. et al. Generalists are the most urban-tolerant of birds: a phylogenetically controlled analysis of ecological and life history traits using a novel continuous measure of bird responses to urbanization// Oikos. 2019a. V.128. №6. P.845-858.
- Callaghan C.T., Bino G., Major R.E. et al. Heterogeneous urban green areas are bird diversity hotspots: insights using continental-scale citizen science data// Landsc. Ecol. 2019b. V.34. №6. P.1231-1246.
- Calvert, A., Bishop, C., Elliot, R. et al. A synthesis of human-related avian mortality in Canada// Avian Conserv. Ecol. 2013. V.8. №2.
- Camacho C., Canal D., Potti J. Non-random dispersal drives phenotypic divergence within a bird population// Ecol. Evol. 2013. V.3. №484. P.1-8.
- Camacho C., Canal D., Potti J. Testing the matching habitat choice hypothesis: phenotype-environment correlation and fitness in a wild bird population// Evol. Ecol. 2015. V.29. P.873-886.
- Camacho C., Canal D., Potti J. Natal habitat imprinting counteracts the diversifying effects of phenotype-dependent dispersal in a spatially structured population// BMC evolutionary biology. 2016a. V.16. №1. P.1-9.
- Camacho C., Sáez P., Sánchez S., Palacios S., Molina C., Potti J. The road to opportunities: landscape change promotes body size divergence in a highly mobile species// Curr. Zool. 2016b. V.62. P.7-14
- Garant D., Kruuk L.E.B., Wilkin T.A., McCleery R.H., Sheldon B.C. Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population // Nature. 2005. V.433. P.60-65.
- García-Navas V., Ferrer E.S., Sanz J.J., Ortego J. The role of immigration and local adaptation on fine-scale genotypic and phenotypic population divergence in a less mobile passerine// J. Evol. Biol. 2014. V.27. P.1590-1603.

- Campbell-Staton S.C., Winchell K.M., Rochette N.C. et al. Parallel selection on thermal physiology facilitates repeated adaptation of city lizards to urban heat islands// *Nature Ecol. Evol.* 2020. V.4. №4. P.652-658.
- Cardinale B.J., Hillebrand H., Charles D.F. Geographic patterns of diversity in streams are predicted by a multivariate model of disturbance and productivity// *J. Ecol.* 2006. V.94. №3. P. 609-618.
- Carrete M., Tella J.L. Inter-individual variability in fear of humans and relative brain size of the species are related to contemporary urban invasion in birds// *PLoS one.* 2011. V.6. P.e18859. doi: 10.1371/journal.pone.0018859
- Carrete M., Tella J.L. Behavioral correlations associated with fear of humans differ between rural and urban burrowing owls// *Front. Ecol. Evolution.* 2017. V.5. №54.
- Catalano M., Nobile M., Novelli E. et al. Distribution of a novel mutation in the first exon of the human dopamine D4 receptor gene in psychotic patients// *Biol. Psych.* 1993. V.34. №7. P.459-464.
- Cavalli M., Isacch J.P., Baladrón A.V. et al. Differing nest-defence behaviour in urban and rural populations of breeding Burrowing Owls// *Emu.* 2016. V.116. №4. P.428-434.
- Cavalli M., Baladrón A.V., Isacch J.P. et al. The role of habituation in the adjustment to urban life: An experimental approach with burrowing owls// *Behav. process.* 2018. V.157. P.250-255.
- Chadaeva I.V., Bragin A.O., Kozhemyakina R.V. et al. Gene expression related to aggressive behavior on rat model// *Bioinformatics of genome regulation and structure/systems biology (bgrs/sb-2018)*. The 11th Int.Conf. Abst. Novosibirsk: ICG SB RAS, 2018. P.203.
- Chadaeva I., Ponomarenko P., Kozhemyakina R., Suslov V. et al. Domestication Explains Two-Thirds of Differential-Gene-Expression Variance between Domestic and Wild Animals; The Remaining One-Third Reflects Intraspecific and Interspecific Variation// *Animals.* 2021. V.11. №9. P.2667.
- Chamberlain D.E., Cannon A.R., Toms M.P. et al. Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis// *Ibis.* 2009. V.151. №1. P.1-18.
- Chang F.M., Kidd J.R., Livak K.J. et al. The world-wide distribution of allele frequencies at the human dopamine D4 receptor locus// *Hum. Gen.* 1996. V.98. №1. P.91-101.
- Charmantier A., Demeyrier V., Lambrechts M. et al. Urbanization is associated with divergence in pace-of-life in great tits// *Front. Ecol. Evol.* 2017. V.5. №53.
- Cieri R.L., Churchill S.E., Francis R.G. et al. Craniofacial feminization, social tolerance, and the origins of behavioral modernity// *Curr. Anthropol.* 2014. V.55. №4. P.419-443.
- Clobert J., Le Galliard L., Cote J., Meylan S., Massot M. Informed dispersal heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations// *Ecol Lett.* 2009. V.12. P.197-209.
- Clucas B., Marzluff J.M. Attitudes and Actions Toward Birds in Urban Areas: Human Cultural Differences Influence Bird Behavior// *The Auk.* 2012. V.129. №1. P.8-16.
- Coyne S.P., Lindell S.G., Clemente J. et al. Dopamine D4 receptor genotype variation in free-ranging rhesus macaques and its association with juvenile behavior// *Behav. brain res.* 2015. V.292. P.50-55.
- Coltman D.W. Differentiation by dispersal// *Nature.* 2005. V.433. №7021. P.23-24.

- Cooke S.C., Balmford A., Johnston, A. et al. Variation in abundances of common bird species associated with roads// J. Appl. Ecol. 2020. V.00. P.1-12. DOI: 10.1111/1365-2664.13614
- Cooper D.S., Yeh P.J., Blumstein D.T. Tolerance and avoidance of urban cover in a southern California suburban raptor community over five decades// Urban Ecosystems. 2020. №2. P.1-10.
- Cope E.D. The Primary Factors of Organic Evolution. Chicago: Open Court Publishing Co, 1904. 475 pp.
- Cornell H.N., Marzluff J.M., Pecoraro S. Social learning spreads knowledge about dangerous humans among American crows// Proc. Roy. Soc. B. 2012. V.279. №1728. P.499-508.
- Cuvier G. Leçons d'anatomie comparée. Tome III. La première partie des organes de la digestion. Paris. Baudouin. 1805. 1-558 p., I-XXVIII p.
- Cuvier G. Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes. Paris: Deterville. 1812. T.1. 489 pp.
- Dammhahn M., Mazza V., Schirmer A. et al. Of city and village mice: behavioural adjustments of striped field mice to urban environments// Scient.rep. 2020. V.10. №1. P.1-12.
- Darimont C.T., Fox C.H., Bryan H.M. et al. The unique ecology of human predators// Science. 2015. V.349. №6250. P.858-860.
- Davies S., Beck M.L., Sewall K.B. Territorial aggression in urban and rural Song Sparrows is correlated with corticosterone, but not testosterone// Horm. and beh. 2017. V.98. P.8-15.
- Davies S., Sewall K.B. Agonistic urban birds: elevated territorial aggression of urban song sparrows is individually consistent within a breeding period// Biol.lett. 2016. V.12. №6. P.20160315.
- Deviche P., Davies S. Reproductive phenology of urban birds: environmental cues and mechanisms// Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations. Eds. Diego Gil & Henrik Brumm. Oxford: Oxf.Univ.Press, 2014. P.98-115.
- Davy M.A. Foraging on café sugar packets by the house sparrow (*Passer domesticus*): Learning mechanisms, distribution, and human perception. Doct.diss. The University of Waikato, 2019. 157 pp.
- Delgado C.A., Correa J.C. Sugar packet opening by Noisy Miners (*Manorina melanocephala*): A novel foraging behavior// The Wilson J. Ornith. 2015. V.127. №3. P.542-544.
- Delgado Jr R.A., van Schaik C.P. The behavioral ecology and conservation of the orangutan (*Pongo pygmaeus*): A tale of two islands// Evol. Anthropol. 2000. V.9. №5. P. 201-218.
- Deviche P., Davies S. Reproductive phenology of urban birds: environmental cues and mechanisms// Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations. Eds. Diego Gil & Henrik Brumm. Oxford: Oxf.Univ.Press, 2014. P.98-115.
- Diamond J.M., Ross M.S. Exotic parrots breeding in urban tree cavities: nesting requirements, geographic distribution, and potential impacts on cavity nesting birds in southeast Florida// Avian Research. 2019. V.10. №39.
- Diamond J.M., Ross M.S. Overlap in reproductive phenology increases the likelihood of cavity nest usurpation by invasive species in a tropical city// Condor. 2020. V.122. P.1-13.

- Diaz M., Møller A.P., Flensted-Jensen E., et al. The geography of fear: a latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe// PLoS One 2013. V.8. №5. P.e64634.
- Diogo R.. Evolution Driven by Organismal Behaviour – a Unifying View of Life, Function, Form, Mismatches, and Trends. Switzerland: Springer International Publishing AG, Cham, 2017. 252 pp.
- Diogo R., Molnar J.L., Wood B. Bonobo anatomy reveals stasis and mosaicism in chimpanzee evolution, and supports bonobos as the most appropriate extant model for the common ancestor of chimpanzees and humans// Sci.rep. 2017. V.7. №1. P.1-8.
- Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. N.Y.: Columbia Univ. Press. 1937. 364 pp.
- van Dongen W.F., Robinson R.W., Weston M.A. et al. Variation at the **DRD4** locus is associated with wariness and local site selection in urban black swans// BMC Evol.Biol. 2015. V.15. №1. P.1-11.
- Dorak B.E., Ward M.P., Eichholz M.W. et al. Survival and habitat selection of Canada Geese during autumn and winter in metropolitan Chicago, USA// The Condor. 2017. V.119. №4. P.787-799.
- Ducatez S., Audet J.N., Lefebvre L. Independent appearance of an innovative feeding behaviour in Antillean bullfinches// Anim.cogn. 2013. V.16. №3. P.525-529.
- Ducatez S., DeVore J.L. Foraging innovation in a large-brained *Meliphagidae*: Blue-faced Honeyeaters (*Entomyzon cyanotis*) open sugar packets// The Wilson J. Ornith. 2018. V.131. №2. P.390-395.
- Ducatez S., Sayol F., Sol D., Lefebvre L. Are Urban Vertebrates City Specialists, Artificial Habitat Exploiters, or Environmental Generalists? // Integr. Comp. Biol. 2018. V.58. №5. P.929-938.
- Ducatez S., Sol D., Sayol F., Lefebvre L. Behavioural plasticity is associated with reduced extinction risk in birds // Nature Ecol.Evol. 2020. P.1-6.
- Dulawa S.C., Grandy D.K., Low M.J. et al. Dopamine D4 receptor-knock-out mice exhibit reduced exploration of novel stimuli// J. Neurosci. 1999. V.19. №21. P.9550-9556.
- Edwards H.A., Hajduk G.K., Durieux G. No association between personality and candidate gene polymorphisms in a wild bird population// PLoS One. 2015. V.10. №10. P. e0138439.
- Edelaar P., Bolnick D.I. Non-random gene flow: an underappreciated force in evolution and ecology// Trends Ecol. Evol. 2012. V.27. P.659-65.
- Edelaar P., Siepielski A.M., Clobert J. Matching habitat choice causes directed gene flow: a neglected dimension in evolution and ecology// Evolution: International Journal of Organic Evolution. 2008. V.62. №10. P.2462-2472.
- Ekelund J., Suhonen J., Järvelin M.R. et al. No association of the -521 C/T polymorphism in the promoter of **DRD4** with novelty seeking // Mol. Psych. 2001 V.6. №6. P.618-619.
- Elmqvist T., Fragkias M., Goodness J. et al. Urbanization, biodiversity and ecosystem services: challenges and opportunities: a global assessment// Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities. Springer Nature, 2013. P.13-30.

- Engert V., Plessow F., Miller R. et al. Cortisol increase in empathic stress is modulated by emotional closeness and observation modality// *Psychoneuroendocrinology*. 2014. V.45. №7. P. 192–201.
- Esposito R.M.M.K. Being Neighborly: Costs and Benefits of Nesting Associations between American Crows (*Corvus brachyrhynchos*) and Black-Billed Magpies (*Pica hudsonia*). Thesis of PhD. Univ.Louis.at Lafayette, 2015. 209 pp.
- Estók P., Zsebők S., Siemers B.M. Great tits search for, capture, kill and eat hibernating bats// *Biol. lett.* 2010. V.6. №1. P.59-62.
- Evans J., Boudreau K., Hyman J. Behavioural syndromes in urban and rural populations of song sparrows// *Ethology*. 2010. V.116. №7. P.588-595.
- Evans K.L., Gaston K.J., Frantz A.C. et al. Independent colonisation of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species// *Proc.Roy.Soc.L. Ser. B*. 2009. V.276. P.2403–2410.
- Evans B.A., Gawlik D.E. Urban food subsidies reduce natural food limitations and reproductive costs for a wetland bird// *Sci.rep.* 2020. V.10. №1. P.1-12.
- Evans K.L., Hatchwell B.J., Parnell M. et al. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study// *Biol.Rev.* 2010. V.85. №3. P.643-667.
- Evans K.L., Chamberlain D.E., Hatchwell B.J. et al. What makes an urban bird?// *Global Change Biol.* 2011. V.17. №1. P.32-44.
- Evans K.L., Newton J., Gaston K.J. et al. Colonisation of urban environments is associated with reduced migratory behaviour, facilitating divergence from ancestral populations// *Oikos*. 2012. V.121. №4. P.634-640.
- Fairbanks L.A., Way B.M., Breidenthal S.E. et al. Maternal and offspring dopamine D4 receptor genotypes interact to influence juvenile impulsivity in vervet monkeys// *Psychol. Sci.* 2012. V.23. №10. P.1099-1104.
- Falzone T.L., Gelman D.M., Young J.I. et al. Absence of dopamine D4 receptors results in enhanced reactivity to unconditioned, but not conditioned, fear// *Eur. J. Neurosci.* 2002. V.15. №1. P.158-164.
- Fascione N., Delach A., Smith M.E. People and predators: from conflict to coexistence. Washington DC: Island Press, 2006. 304 pp.
- Faurie C., Mettling C., Ali B.M. et al. Evidence of genotypic adaptation to the exposure to volcanic risk at the dopamine receptor **DRD4** locus// *Sci. rep.* 2016. V.6. №1. P.1-7.
- Fey K., Vuorisalo T., Lehtikoinen A., et al. Urbanisation of the wood pigeon (*Columba palumbus*) in Finland// *Landsc.Urb.Plan.* 2015. V.134. P.188-194.
- Fidler A.E., van Oers K., Drent P.J., et al. **DRD4** gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird// *Proc.Roy.Soc. B*. 2007. V.274. №1619. P.1685-1691.
- Fisher J. The collared turtle dove in Europe// *British Birds*. 1953. V.46. P.153-181.
- Fisher J., Hinde R.A. The opening of milk bottles by birds // *British Birds*. 1949. V. 42. №11. P. 347–357.
- Fisher J., Hinde R.A. The Opening of Milk Bottles by Birds// *Nature*. 1952. V.169. P.1006-1007.
- Fisher J., Lindenmayer D.B. Small patches can be valuable for biodiversity conservation: two case studies on birds in southeastern Australia // *Biol. Conserv.* 2002. V. 106. P. 129–136.

- Flade M. Von der Energiewende zum Biodiversitäts-Desaster – zur Lage des Vogelschutzes in Deutschland // Vogelwelt. 2012. V.133. S.149-158.
- Fokidis H.B., Orchinik M., Deviche P. Context-specific territorial behavior in urban birds: No evidence for involvement of testosterone or corticosterone//Horm. and Beh. 2011. V.59. №1. P.133–143.
- Franciscus R.G., Maddux S.D., Schmidt K.W. Anatomically modern humans as a 'self-domesticated' species: insights from ancestral wolves and descendant dogs //Amer. J. Phys. Anthropol. 2013. V.150. P.125-125.
- Fruth B., Hohmann G. Food sharing across borders// Hum. Nat. 2018. V.29. №2. P.91-103.
- Galbreath D.M., Tomohiro I., Tomoyuki F. et al. Urbanization and its implications for avian aggression: a case study of urban black kites (*Milvus migrans*) along Sagami Bay in Japan// Landscape Ecol. 2014. V.29. P.169–178.
- Gangi D.N., Messinger D.S., Martin E.R. et al. Dopaminergic variants in siblings at high risk for autism: Associations with initiating joint attention// Autism Res. 2016. V.9. №11. P.1142-1150.
- Garamszegi L.Z., Mueller J.C., Markó G. et al. The relationship between **DRD4** polymorphisms and phenotypic correlations of behaviors in the collared flycatcher// Ecol. Evol. 2014. V.4. P.1466–1479.
- Garcia C.M., Suárez-Rodríguez M., López-Rull I. Becoming citizens: avian adaptations to urban life// Ecol.conserv. of birds in urban envir. Springer, Cham, 2017. P.91-112.
- Garroway C.J., Radersma R., Sepil I., Santure A.W. et al. Fine-scale genetic structure in a wild bird population: The role of limited dispersal and environmentally based selection as causal factors// Evolution. 2013. V.67. №12. P.3488-3500.
- Garroway C.J., Sheldon B.C. Urban behavioural adaptation// Mol.ecol. 2013. V.22. №13. P.3430-3432.
- Gazi L., Schoeffer P., Nunn C. et al. Cloning, expression, functional coupling and pharmacological characterization of the rat dopamine D4 receptor// Naunyn-Schmiedeberg's arch. pharm. 2000. V.361. №5. P.555-564.
- Gehring W.J., Ikeo K. **Pax 6**: mastering eye morphogenesis and eye evolution// Trends in genetics. 1999. V.15. №9. P.371-377.
- Geiger M., Sánchez-Villagra M. R., Lindholm A.K. A longitudinal study of phenotypic changes in early domestication of house mice //Royal Society open science. 2018. V. 5. №3. P. 172099.
- Gelernter J., Kranzler H., Coccaro E. et al. D4 dopamine-receptor (**DRD4**) alleles and novelty seeking in substance-dependent, personality-disorder, and control subjects// The Amer. J. Hum. Gen. 1997. V.61. №5. P.1144-1152.
- Ghosh A., Seshadri M. Indian ethnic populations characterized by dopamine (D4) receptor **VNTR** polymorphism// Ann. Hum. Biol. 2005. V.32. №5. P.574-584.
- Gil D., Brumm H. Acoustic communication in the urban environment: patterns, mechanisms, and potential consequences of avian song adjustments// Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations. Eds. Diego Gil & Henrik Brumm. Oxford: Oxf.Univ.Press, 2014. P.69-83.
- Giraudeau M., Nolan P.M., Black C.E. et al. Song characteristics track bill morphology along a gradient of urbanization in house finches (*Haemorhous mexicanus*)// Front. Zool. 2014. V.11. №1. P.83.

- Glutz von Blotzheim U.N., Hauff P., Kovacs H. Vom Fels zum First±Zur langfristigen Entwicklung des im Oberwallis an Gebäuden brütenden Bestandes der Felsenschwalbe *Ptyonoprogne rupestris* und zur Dauer der Brutperiode// Ornithol. Beob. 2012. Bd.109. S.9-22.
- Gol'din P. Naming an innominate: pelvis and hindlimbs of Miocene whales give an insight into evolution and homology of cetacean pelvic girdle// Evol. Biol. 2014. V. 41. №3. P.473-479.
- Gören E. The biogeographic origins of novelty-seeking traits// Evol. Hum. Behav. 2016. V.37. №6. P.456-469.
- Görlick M.A., Worthy D.A., Knopik V.S. et al. **DRD4** long allele carriers show heightened attention to high-priority items relative to low-priority items// J. Cogn. Neurosc. 2015. V.27. №3. 509-521.
- Gotanda K.M. Human influences on antipredator behaviour in Darwin's finches// J.Anim. Ecol. 2020. V.89. №2. P.614-622.
- Goumas M., Boogert N.J., Kelley L.A. Urban herring gulls use human behavioural cues to locate food// Roy. Soc. open sci. 2020. V.7. №2. P.191959.
- Goumas M., Burns I., Kelley L. et al. Herring gulls respond to human gaze direction// Biology letters. 2019. V.15. №8. P.20190405.
- Grabarczyk E.E., Gill S.A. Anthropogenic noise affects male house wren response to but not detection of territorial intruders// PLoS One. 2019. V.14. №7. P.e0220576.
- Grabarczyk E.E., Gill S.A. Anthropogenic noise masking diminishes house wren (*Troglodytes aedon*) song transmission in urban natural areas// Bioacoustics. 2020. V.29. №5. P.518-532.
- Graham K.E., Hobaiter C., Ounsley J. et.al. Bonobo and chimpanzee gestures overlap extensively in meaning// PLoS biology. 2018. V.16. №2. P. E2004825.
- Graphodatsky A.S., Trifonov V.A., Stanyon R. The genome diversity and karyotype evolution of mammals// Mol. cytogen. 2011. V.4. №1. P.1-16.
- Grehn J.R., Schwartz J.H. Evolution of the second orangutan: phylogeny and biogeography of hominid origins// J. Biogeogr. 2009. V.36. №10. P.1823-1844.
- Greggor A.L., Clayton N.S., Fulford A.J. et al. Street smart: faster approach towards litter in urban areas by highly neophobic corvids and less fearful birds// Anim. Behav. 2016. V.117. P.123-133.
- Griffin A.S., Tebbich S., Bugnyar Th. Animal cognition in a human-dominated world// Anim. Cogn. 2017. V.20. P. 1-6.
- Guan Z.H., Ma C.Y., Fei H.L. et al. Ecology and social system of northern gibbons living in cold seasonal forests // Zool. Res. 2018. V.39. №4. P.255-265.
- Gunbin K.V., Ponomarenko M.P., Suslov V.V. et al. Evolution of brain active gene promoters in human lineage towards the increased plasticity of gene regulation// Mol. Neurobiol. 2018. V.55. №3. P.1871-1904.
- Güneralp B., Reba M., Hales B.U. et al. Trends in urban land expansion, density, and land transitions from 1970 to 2010: a global synthesis// Envir.Res.Lett. 2020. V.15. №4. P.044015.
- Hall B.K. Evolutionary Developmental Biology (Evo-Devo): Past, Present, and Future // Evolution: Education and Outreach. 2012. V.5. №2. P 184–193.
- Hall M.J., Burns A.L., Martin J.M. Flight initiation distance changes across landscapes and habitats in a successful urban coloniser// Urban Ecosyst. 2020. V.23. №4. P.785-791.

- Halfwerk W., Slabbekoorn H. The impact of anthropogenic noise on avian communication and fitness// Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations. Eds. Diego Gil & Henrik Brumm. Oxford: Oxf.Univ.Press, 2014. P.84-97
- Hallmann C.A., Foppen R.P., van Turnhout C.A. et al. Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations// Nature. 2014. V.511. №7509. P.341-343.
- Hare B., Kwetuenda S. Bonobos voluntarily share their own food with others// Curr. Biol. 2010. V.20. P.230e231.
- Hare B., Wobber V., Wrangham R. The self-domestication hypothesis: evolution of bonobo psychology is due to selection against aggression// Anim.Behav. 2012. V.83. №3. P.573-585.
- Hardman S.I., Dalesman S. Repeatability and degree of territorial aggression differs among urban and rural great tits (*Parus major*)// Sci. rep. 2018. V.8. №1. P.1-12.
- Hejjas K., Vas J., Topal J. et al. Association of polymorphisms in the dopamine D4 receptor gene and the activity-impulsivity endophenotype in dogs// Animal genetics. 2007. V.38. №6. P.629-633.
- Heldbjerg H., Sunde P., Fox A.D. Continuous population declines for specialist farmland birds 1987-2014 in Denmark indicates no halt in biodiversity loss in agricultural habitats// Bird Conserv.Int. 2018. V.28. №2. P.278-292.
- Herrmann E., Hare B., Call J., Tomasello M. Differences in the cognitive skills of bonobos and chimpanzees// PLoS One. 2010. V.5. P.e12438.
- Herron J., Freeman S. Evolutionary Analysis. NY: Pearson. 2014. 864 pp.
- Hobaiter C., Byrne R.W. The meanings of chimpanzee gestures// Curr.Biol. 2014. V.24. №14. P.1596-1600.
- Hodgson N.W., Waly M.I., Trivedi M.S. et al. Methylation-related metabolic effects of D4 dopamine receptor expression and activation// Translat. Psychiatry. 2019. V.9. №1. P.1-10.
- Holmboe K., Nemoda Z., Fearon R.M.P. et al. Dopamine D4 receptor and serotonin transporter gene effects on the longitudinal development of infant temperament// Genes, Brain and Behav. 2011. V.10. №5. P.513-522.
- Holtmann B., Grosser S., Lagisz M. et al. Population differentiation and behavioural association of the two 'personality' genes **DRD4** and **SERT** in dunlocks (*Prunella modularis*)// Mol.ecol. 2016. V.25. №3. P.706-722.
- Hou W., Neubert M., Walz U. A simplified econet model for mapping and evaluating structural connectivity with particular attention of ecotones, small habitats, and barriers// Landsc.Urb.Plann. 2017. V.160. P.28-37.
- Huang P., St.Mary C.M., Kimball R.T. Habitat urbanization and stress response are primary predictors of personality variation in northern cardinals (*Cardinalis cardinalis*)// J.Urb.Ecol. 2020. V.6. №1. P.juaa015.
- Iofrida C., Palumbo S., Pellegrini S. Molecular genetics and antisocial behavior: where do we stand?// Exper. Biol. Medic. 2014. V.239. №11. P.1514-1523.
- Indykiewicz P., Podlaszczuk P., Janiszewska A. et al. Extensive gene flow along the urban-rural gradient in a migratory colonial bird// J.Avian Biol. 2018. V.49. №6. P.e01723.
- Inoue-Murayama M., Niimi Y., Takenaka O. et al. Allelic variation of the dopamine receptor D4 gene polymorphic region in gibbons// Primates. 2000. V.41. №4. P.383-392.

- Ito H., Nara H., Inoue-Murayama M. et al. Allele frequency distribution of the canine dopamine receptor D4 gene exon III and I in 23 breeds// J. Veter. Med. Sci. 2004. V.66. №7. P.815-820.
- Isaksson C. Impact of urbanization on birds// Bird Species. How They Arise, Modify and Vanish. Chapter 13. Ed. D.Th. Tietze. Basel: Springer, 2018. P.235-257.
- Isaksson C., Rodewald A.D., Gil D. Behavioural and ecological consequences of urban life in birds// Front. Ecol. Evolution. 2018. V.6. №50.
- Ives C.D., Lentini P.E., Threlfall C.G. et al. Cities are hotspots for threatened species// Glob. Ecol. Biogeogr. 2016.V.25. №1. P.117-126.
- Iwama H., Gojobori T. Identification of neurotransmitter receptor genes under significantly relaxed selective constraint by orthologous gene comparisons between humans and rodents// Mol. Biol. Evol. 2002. V.19. №11. P.1891-1901.
- James A.S., Groman S.M., Seu E. et al. Dimensions of impulsivity are associated with poor spatial working memory performance in monkeys// J. Neurosci. 2007. V.27. №52. P.14358-14364.
- Janiszewski T., Kamiński M., Włodarczyk R. Rozwój populacji łęgowej krogulca *Accipiter nisus* w Łodzi w początkach XXI wieku// Orn. Polonica. 2012. V.53. №4. P.274-282.
- Johnson M.T., Munshi-South J. Evolution of life in urban environments// Science. 2017. V.358. №6363. P.eaam8327.
- Kalan A.K., Kulik L., Arandjelovic M. et al. Environmental variability supports chimpanzee behavioural diversity// Nature Comm. 2020. V.11. №1. P.1-10.
- Kammerer P. Das Gesetz der Serie. Stuttgart/Berlin: Deutsche Verlags-Anstalt, 1919, 486 ss.
- Keck T.M., Suchland K.L., Jimenez C.C. et al. Dopamine D4 receptor deficiency in mice alters behavioral responses to anxiogenic stimuli and the psychostimulant methylphenidate// Pharmac. Biochem. Behav. 2013. V.103. №4. P.831-841.
- Kekkonen J., Seppä P., Hanski I.K., Jensen H., Väisänen R.A., Brommer J.E. Low genetic differentiation in a sedentary bird: house sparrow population genetics in a contiguous landscape// Heredity. 2011. V.106. P.183-190.
- Kelcey J.G., Rheinwald G. Birds in European Cities. St. Katharinen, Ginster Verlag, 2005. 456 p.
- Keltikangas-Järvinen L., Räikkönen K., Ekelund J., Peltonen L. Nature and nurture in novelty seeking// Mol. Psych. 2004. V.9. №3. P.308-311.
- Kettel E.F., Gentle L.K., Quinn J.L. et al. The breeding performance of raptors in urban landscapes: a review and meta-analysis// J. Ornithol. 2018. V.159. №1. P.1-18.
- Kidd A.D. Movement ecology of the American White Ibis (*Eudocimus albus*) across an urbanization gradient. Doct. Diss. Univ. Georgia, 2018. 120 pp.
- Kidd-Weaver A., Hepinstall-Cymerman J. et al. The movements of a recently urbanized wading bird reveal changes in season timing and length related to resource use// PloS One. 2020. V.15. №3. P.e0230158.
- Kille P., Andre J., Anderson C., et al. DNA sequence variation and methylation in an arsenic tolerant earthworm population// Soil Biol.Biochem. 2013. V.57. P.524-532.
- Kitayama S., King A., Yoon C. et al. The dopamine D4 receptor gene (*DRD4*) moderates cultural difference in independent versus interdependent social orientation// Psychol. Sci. 2014. V.25. №6. P.1169-1177.

- Kitchen K.I.M., Lill A., Price M. Tolerance of human disturbance by urban magpie-larks// *Austr. Field Ornithol.* 2010. V.27. №1, P.1-9.
- Komiyama T., Iwama H., Osada N. et al. Dopamine receptor genes and evolutionary differentiation in the domestication of fighting cocks and long-crowing chickens// *PLoS One*. 2014. V.9. №7. P.e101778.
- Kraft T.S., Venkataraman V.V., Wallace I.J. et al. The energetics of uniquely human subsistence strategies// *Science*. 2021. V.374. №6575. P. eabf0130.
- Kristan III W.B., Johnson M.D., Rotenberry J.T. Choices and consequences of habitat selection for birds// *The Condor*. 2007. V.109. №3. P.485-488.
- Krützen M., Willems E.P., van Schaik C.P. Culture and geographic variation in orang-utan behavior// *Curr. Biol.* 2011. V.21. №21. P.1808-1812.
- Kühne S., Freier B. Saumbiotope und ihre Bedeutung für Artenvielfalt und biologischen Pflanzenschutz// *Julius-Kühn-Archiv*. 2013. Bd.V.436. S.24.
- Kühn K.U., Meyer K., Nöthen M.M. et al. Allelic variants of dopamine receptor D4 (**DRD4**) and serotonin receptor **5HT2c** (**HTR2c**) and temperament factors: replication tests// *Amer. J. Med. Gen.* 1999. V.88. №2. P.168-172.
- Kozlovsky D.Y., Weissgerber E.A., Pravosudov V.V. What makes specialized food-caching mountain chickadees successful city slickers?// *Proc.Roy.Soc.B.* 2017. V.284. №1855. P.20162613.
- Kubinyi E., Vas J., Hejjas K. et al. Polymorphism in the tyrosine hydroxylase (**TH**) gene is associated with activity-impulsivity in German Shepherd Dogs// *PLoS One*. 2012. V.7. №1. P.e30271.
- Lakatos K., Toth I., Nemoda Z. et al. Dopamine D4 receptor (**DRD4**) gene polymorphism is associated with attachment disorganization in infants// *Mol. Psych.* 2000. V.5. №6. P.633-637.
- Lakatos K., Nemoda Z., Toth I. et al. Further evidence for the role of the dopamine D4 receptor (**DRD4**) gene in attachment disorganization: Interaction of the exon III 48-bp repeat and the -521 C/T promoter polymorphisms// *Mol. Psych.* 2002. V.7. №1. P.27-31.
- Lakatos K., Toth I., Nemoda Z. et al. Dopamine D4 receptor (**DRD4**) gene polymorphism is associated with attachment disorganization in infants// *Mol. Psych.* 2003. V.5. №6. P.633-637.
- Lapiedra O. Urban behavioral ecology: lessons from *Anolis* lizards// *Integr. Comp. Biol.* 2018. V.58. №5. P.939-947.
- Lapiedra O., Schoener T.W., Leal M. et al. Predator-driven natural selection on risk-taking behavior in anole lizards// *Science*. 2018. V.360. №6392. P.1017-1020.
- Laurance W. F., Clements G. R., Sloan S. et al. A global strategy for road building// *Nature*. 2014. V.513. №7517. P.229-232.
- Lauzon N.M., Bishop S.F., Laviolette S.R. Dopamine D1 versus D4 receptors differentially modulate the encoding of salient versus nonsalient emotional information in the medial prefrontal cortex// *J. Neurosci.* 2009. V.29. №15. P.4836-4845.
- Laviolette S.R., Lipski W.J., Grace A.A. A subpopulation of neurons in the medial prefrontal cortex encodes emotional learning with burst and frequency codes through a dopamine D4 receptor-dependent basolateral amygdala input// *J. Neurosci.* 2005. V.25. №26. P.6066-6075.
- Lefebvre L., Aplin L.M. Social learning and innovation// *Avian cognition*. Chapt. 6. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2017. P.93-117.

- Lenda M., Maciusik B., Skórka P. The evolutionary, ecological and behavioural consequences of the presence of floaters in bird populations// North-West. J. Zool. 2012. V.8. №2. P.394-408.
- Levey D.J., Londoño G.A., Ungvari-Martin J. et al. Urban mockingbirds quickly learn to identify individual humans// PNAS. 2009. V.106. №22. P.8959-8962.
- Lewejohann L., Pickel T., Sachser N. et al. Wild genius-domestic fool? Spatial learning abilities of wild and domestic guinea pigs// Front.zool. 2010. V.7. №1. P.1-8.
- Li J.J., Szkudlarek H., Renard J. et al. Fear memory recall potentiates opiate reward sensitivity through dissociable dopamine D1 versus D4 receptor-dependent memory mechanisms in the prefrontal cortex// J. Neurosci. 2018. V.38. №19. P.4543-4555.
- Liem K.F. Adaptive significance of intraspecific and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes// Amer. Zool. 1980. V.20. P.295-314.
- Liker A., Bókony V. Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows// PNAS. 2009. V.106. №19. P.7893-7898.
- Liker A. Biologia Futura: adaptive changes in urban populations// Biologia Futura. 2020. V.71. P.1-8.
- Lin W.L., Lin S.M., Lin J.W. et al. Breeding performance of Crested Goshawk *Accipiter trivirgatus* in urban and rural environments of Taiwan// Bird Study. 2015. V.62. №2. P.177-184.
- Livak K.J., Rogers J., Lichter J.B. Variability of dopamine D4 receptor (**DRD4**) gene sequence within and among nonhuman primate species// PNAS. 1995. V.92. №2. P.427-431.
- Liu J., Hull V., Batistella M. et al. Framing sustainability in a telecoupled world// Ecol. - Soc. 2013. V.18. №2. P.26-39.
- Liu Z., He C., Zhou Y. et al. How much of the world's land has been urbanized, really? A hierarchical framework for avoiding confusion// Land.Ecol. 2014. V.29. №5. P.763-771.
- Loss S. R., Will T., Marra P.P. Direct mortality of birds from anthropogenic causes// Ann. Rev. Ecol.Evol.Syst. 2015. V.46. P.99-120.
- Lowry H., Lill A., Wong B.B. Tolerance of auditory disturbance by an avian urban adapter, the noisy miner// Ethology. 2011. V.117. №6. P.490-497.
- Lowry H., Lill A., Wong B.B. Behavioural responses of wildlife to urban environments// Biol.rev. 2013. V.88. №3. P.537-549.
- De Luca A., Rizzardi M., Buccino A. et al. Association of dopamine D4 receptor (**DRD4**) exon III repeat polymorphism with temperament in 3-year-old infants// Neurogenetics. 2003. V.4. №4. P.207-212.
- Luna Á., Romero-Vidal P., Hiraldo F. et al. Cities may save some threatened species but not their ecological functions// PeerJ. 2018. V.6. P.e4908.
- Luna Á., Palma A., Sanz-Aguilar A. et al. Personality-dependent breeding dispersal in rural but not urban burrowing owls// Sci.rep. 2019. V.9. №1. P.1-8.
- Luna Á., Palma A., Sanz-Aguilar A., Tella J.L., Carrete M. Sex, personality and conspecific density influence natal dispersal with lifetime fitness consequences in rural and urban burrowing owls// PLoS One. 2020. V.15. №2. P. e0226089.
- Luniak M., Lesisz M., Marcinski A. et al. Ptaki Parku Skaryszewskiego w Warszawie w latach 1957-2006// Not. Ornitol. 2007. V.2. №48. P.92-102.
- Luniak M., Węgrzynowicz A. Wpływ renowacji parków miejskich na ich awifaunę lęgową—przykład z Warszawy// Chrońmy Przyrodę Ojczystą. 2019. V.75. №1. P.3-15.

- Ma X., Wang Zh., Zhang X. Evolution of Dopamine-Related Systems: Biosynthesis, Degradation and Receptors// *J. Mol. Evol.* 2010. V.71. №5-6. P.374-384.
- Macleay W.Sh. *Horae Entomologicae: Or, Essays on the Annulose Animals.* London: S. Bagster, 1819-1821. V.1. pt.1-2. 524 p.
- Macleay W.Sh. Remarks on the identity of certain general laws which have been lately observed to regulate the natural distribution of insects and fungi // *Transact. Linn.-Soc.* 1825. V.14. №1. P.46–68.
- Macleay W.Sh. Explanation of the comparative anatomy of the thorax in winged insects, with a review of the present state of the nomenclature of its parts // *The Zoological Journal.* 1830. V.5. P.145–179.
- Maddox W.T., Gorlick M.A., Koslov S. et al. Serotonin transporter genetic variation is differentially associated with reflexive-and reflective-optimal learning// *Cerebral Cortex.* 2017. V.27. №2. bhv309.
- Madrid J.E., Mandalaywala T.M., Coyne S.P. et al. Adaptive developmental plasticity in rhesus macaques: the serotonin transporter gene interacts with maternal care to affect juvenile social behaviour// *Proc. Roy. Soc. B.* 2018. V.285. №1881. P.20180541.
- Magle S., Angeloni L. Effects of urbanization on the behaviour of a keystone species// *Behaviour.* 2011. V.148. №1. P.31-54.
- Manenti R., Mori E., Di Canio V. et al. The good, the bad and the ugly of COVID-19 lockdown effects on wildlife conservation: Insights from the first European locked down country// *Biol. Conserv.* 2020. V.249. P.108728.
- Marchetto M.C., Hrvovj-Mihic B., Kerman B.E. et al. Species-specific maturation profiles of human, chimpanzee and bonobo neural cells// *E-life.* 2019. V.8. P.e37527.
- Marques D.A., Meier J.I., Seehausen O. A combinatorial view on speciation and adaptive radiation// *Trend. in Ecol. Evol.* 2019. V.34. №6. P. 531-544.
- Martin J., French K., Major R. Behavioural adaptation of a bird from transient wetland specialist to an urban resident// *PLoS One.* 2012. V.7. №11. P.e50006.
- Marzluff J.M. Island biogeography for an urbanizing world how extinction and colonization may determine biological diversity in human-dominated landscapes// *Urban Ecosystems.* 2005. V.8. P.157–177.
- Marzluff J.M., DeLap J.H., Oleyar M.D. et al. Breeding Dispersal by Birds in a Dynamic Urban Ecosystem// *PLoS One.* 2016. V.11. №12. P.e0167829.
- Maspons J., Molowny-Horas R., Sol D. Behaviour, life history and persistence in novel environments// *Phil.Roy.Soc. B.* 2019. V.374. №1781. P.20180056.
- Matsumoto M., Hidaka K., Tada S. et al. Polymorphic tandem repeats in dopamine D4 receptor are spread over primate species// *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 1995. V.207. №1. P.467-475.
- Mayr E. The nature of colonising species // *Genetics of Colonising Species.* Eds. H.G.Baer, G.L. Stebbins. NY.: Academic Press, 1965. P.29-43.
- Mazza V., Dammhahn M., Lösche E., et al. Small mammals in the big city: Behavioural adjustments of non-commensal rodents to urban environments// *Glob.Chang.Biol.* 2020. V.26. P.6326–6337.
- McCleery R. Urban mammals// *Urban ecosystem ecology.* 2010. V.55. P.87-102.
- McDonald R.I., Mansur A. V., Ascensão F. et al. Research gaps in knowledge of the impact of urban growth on biodiversity// *Nature Sustainability.* 2020. V.3. P.16-24.

- McDonnell M.J., Hahs A. The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: Current status and future directions// *Landsc. Ecol.* 2008. V.23. №10. P.1143–1155.
- McDonnell M.J., Pickett S.T.A., Groffman P. Ecosystem Processes Along an Urban-to-Rural Gradient// *Urban Ecology. An International Perspective on the Interaction Between Humans and Nature*. NY: Springer LLC, 2008. P.299-314.
- McGeary J. The **DRD4** exon 3 **VNTR** polymorphism and addiction-related phenotypes: a review// *Pharm. Biochem. Behav.* 2009. V.93. №3. P.222-229.
- McLaren J. D., Buler J.J., Schreckengost T. et al. Artificial light at night confounds broad-scale habitat use by migrating birds // *Ecology Lett.* 2018. V. 21. №. 3. P.356-364.
- De Meester G., Lambreghts Y., Briesen B. et al. Hunt or hide: How insularity and urbanization affect foraging decisions in lizards// *Ethology*. 2018. V.124. №4. P.227-235.
- Merrall E.S., Evans K.L. Anthropogenic noise reduces avian feeding efficiency and increases vigilance along an urban-rural gradient regardless of species' tolerances to urbanisation// *J. Avian Biol.* 2020. V.51. №9. P.e02341 doi: 10.1111/jav.02341
- Mikula P. Pedestrian density influences flight distances of urban birds// *Ardea*. 2014. V.102. №1. P.53-60.
- Mikula P., Díaz M., Albrecht T. et al. Adjusting risk-taking to the annual cycle of long-distance migratory birds// *Scient.rep.* 2018. V.8. №1. P.1-9.
- Milá B., Warren B.H., Heeb P. et al. The geographic scale of diversification on islands: genetic and morphological divergence at a very small spatial scale in the Mascarene grey white-eye (Aves: *Zosterops borbonicus*)// *BMC Evol. Biol.* 2010. V.10. P.158–171.
- Milsap B.A. Demography and metapopulation dynamics of an urban Cooper's Hawk subpopulation// *The Condor*. 2017. V.120. №1. P.63-80.
- Minias P. Reproduction and survival in the city: which fitness components drive urban colonization in a reed-nesting waterbird?// *Curr. zool.* 2016. V.62. №2. P.79-87.
- Minias P., Janiszewski T. Territory selection in the city: can birds reliably judge territory quality in a novel urban environment?// *J. Zool.* 2016. V.300. №2. P.120-126.
- Minias P., Jedlikowski J., Włodarczyk R. Development of urban behaviour is associated with time since urbanization in a reed-nesting waterbird// *Urb.Ecosys.* 2018. V.21. №6. P.1021-1028.
- Minias P., Włodarczyk R., Minias A. et al. How birds colonize cities: genetic evidence from a common waterbird, the Eurasian coot// *J. Avian Biol.* 2017. V.48. №8. P.1095-1103.
- Miranda A.C., Schielzeth H., Sonntag T., Partecke J. Urbanization and its effects on personality traits: a result of microevolution or phenotypic plasticity?// *Glob. change biol.* 2013. V.19. №9. P.2634-2644.
- Miranda A.C. Mechanisms of Behavioural Change in Urban Animals: The Role of Microevolution and Phenotypic Plasticity// *Ecol.Conserv. Birds in Urb.Envir.* Eds. E.-Murgui, M.Hedblom. Springer Int. Publ., 2017. P.113–132.
- Monaghan P., Heidinger B.J., d'Alba L. et al. For better or worse: reduced adult lifespan following early-life stress is transmitted to breeding partners // *Proc. R. Soc. B.* 2011. 17 Aug. DOI: 10.1098/rspb.2011.1291.
- Moore J., Willmer P. Convergent evolution in invertebrates // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 1997. V.72. № 1. P.1-60.

- Morimoto D.C., Frankel M.A., Hersek M. et al. Forest fragmentation effects on ovenbird populations in the urban region of eastern Massachusetts, USA// Urban habitats. 2012. V.7. https://urbanhabitats.org/v07n01/forestfragmentation_full.html
- Morrill K., Hekman J., Li X. et al. Ancestry-inclusive dog genomics challenges popular breed stereotypes// Science. 2022. V.376. №6592. P.eabk0639.
- Møller A.P. Flight distance of urban birds, predation and selection for urban life// Behav. Ecol. Sociobiol. 2008. V.63. P.63 – 75.
- Møller A.P. Successful city dwellers: A comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic// Oecologia. 2009. V.159. P.849 – 858.
- Møller A.P. Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds// Behav. Ecol. 2010a. V.21. №2. P.365-371.
- Møller A.P. The fitness benefit of association with humans: Elevated success of birds breeding indoors// Behav.Ecol. 2010b. V.21. P.913 – 918.
- Møller A.P. Behavioural and ecological predictors of urbanization//Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations. Eds. Diego Gil & Henrik Brumm. Oxford: Oxf.Univ.Press, 2014. P.54-68.
- Møller A.P., Díaz M. Niche segregation, competition, and urbanization// Curr. Zool. 2018a. V.64. №2. P.45-152.
- Møller A.P., Díaz M. Avian preference for close proximity to human habitation and its ecological consequences// Curr. zool. 2018b. V.64. №5. P.623-630.
- Møller A.P., Díaz M., Flensted-Jensen E. et al. Urbanized birds have superior establishment success in novel environments// Oecologia. 2015. V.178. №3. P.943-950.
- Møller A.P., Diaz M., Flensted-Jensen E. et al. High urban population density of birds reflects their timing of urbanization// Oecologia. 2012. V.170. №3. P.867-875.
- Møller AP, Ibáñez-Álamo J.D. Escape behavior of birds provides evidence of predation being involved in urbanization// Anim. Behav. 2012. V.84. P.341–348.
- Møller A. P., Jokimäki J., Skorka P., Tryjanowski P. Loss of migration and urbanization in birds: a case study of the blackbird (*Turdus merula*)// Oecologia. 2014. V.175. №3. P.1019-1027.
- Morelli F., Mikula P., Benedetti Y. et al. Escape behaviour of birds in urban parks and cemeteries across Europe: Evidence of behavioural adaptation to human activity// Sci. total env. 2018. V.631. P.803-810.
- Müller J.C., Carrete M., Boerno S. Genes acting in synapses and neuron projections are early targets of selection during urban colonization// Mol.Ecol. 2020. V.29. P.3403–3412.
- Müller J.C., Edelaar P., Carrete M. et al. Behaviour-related **DRD4** polymorphisms in invasive bird populations// Mol.Ecol. 2014. V.23. №11. P.2876-2885.
- Müller J.C., Edelaar P., Baños-Villalba A. et al. Selection on a behavior-related gene during the first stages of the biological invasion pathway// Mol.ecol. 2017. V.26. №21. P.6110-6121.
- Müller J.C., Partecke J., Hatchwell B.J. Candidate gene polymorphisms for behavioural adaptations during urbanization in blackbirds// Mol.Ecol. 2013a. V.22. №13. P.3629-3637.
- Müller J.C., Korsten P., Hermannstaedter C. et al. Haplotype structure, adaptive history and associations with exploratory behaviour of the **DRD4** gene region in four great tit (*Parus major*) populations// Mol. Ecol. 2013b. V.22. №10. P.2797-2809.

- Narango D.L., Rodewald A.D. Signal information of bird song changes in human-dominated landscapes// *Urb. ecosyst.* 2018. V.21. №1. P.41-50.
- Nevo E. Evolution Canyons model: biodiversity, adaptation, and incipient sympatric ecological speciation across life: a revisit// *New horizons in evolution.* Chapt.10. Wasser, S. P., & Frenkel-Morgenstern, M. (Eds.). Academic Press, 2021. P.291-348.
- Niimi Y., Inoue-Murayama M., Kato K. et al. Breed differences in allele frequency of the dopamine receptor D4 gene in dogs// *J. Hered.* 2001. V.92. №5. P.433-435.
- Novick A. On the origins of the Quinarian System of Classification // *J. Hist. Biol.* 2016. V. 49. №1. P.95–133.
- Nöthen M.M., Cichon S., Hemmer S. et al. Human dopamine D4 receptor gene: frequent occurrence of a null allele and observation of homozygosity// *Human molec. genet.* 1994. V.3. №12. P.2207-2212.
- Ortman S.G., Cabaniss A.H., Sturm J.O. et al. Settlement scaling and increasing returns in an ancient society// *Sci.Adv.* 2015. V.1. №1. P.e1400066.
- Otto W., Witt K. Verbreitung und Bestand Berliner Brutvögel. Berliner Ornithologische Arbeitsgemeinschaft. 2002. Bd12. Sonderheft. 256 s.
- Oueslati W., Alvanides S., Garrod G. Determinants of urban sprawl in European cities// *Urban Studies.* 2015. V.52. №9. P.1594-1614.
- Overington S.E., Morand-Ferron J., Boogert N.J., Lefebvre L. Technical innovations drive the relationship between innovativeness and residual brain size in birds// *Anim.Behav.* 2009. V.78. №4. C.1001-1010.
- Owen R. Lectures on Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals, delivered at the Royal College of Surgeons in 1843. L.: Longman, Brown Green and Longman. 1843. 392 pp.
- Palumbi S.R. Humans as the World's Greatest Evolutionary Force// *Urban Ecology. An International Perspective on the Interaction Between Humans and Nature.* NY: Springer LLC, 2008. P.15-24.
- Pappa I., Mileva-Seitz V R., Szekely E. et al. **DRD4 VNTRs**, observed stranger fear in preschoolers and later ADHD symptoms// *Psychiatry res.* 2014. V.220. №3. P.982-986.
- Parker T.S., Nilon C.H. Grey squirrel density, habitat suitability, and behavior in urban parks// *Urban Ecosyst.* 2008. V.11. P.243–255.
- Partecke J. Mechanisms of phenotypic responses following colonization of urban areas: from plastic to genetic adaptation// *Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations.* Eds. Diego Gil & Henrik Brumm. Oxford: Oxf.Univ.Press, 2014. P.131-142.
- Paterson A.D., Sunohara G.A., Kennedy J.L. Dopamine D4 receptor gene: novelty or nonsense? // *Neuropsychopharm.* 1999. V.21. №1. P.3-16.
- Patterson N., Richter D.J., Gnerre S. et al. Genetic evidence for complex speciation of humans and chimpanzees// *Nature.* 2006. V.441. №7097. P.1103-1108.
- De Pasquale C., Li X., Harold M. et al. Selection for increased cranial capacity in small mammals during a century of urbanization// *J. Mammal.* 2020. V.XX. №X. P.1–5.
- Pellitteri-Rosa D., Bellati A., Cocca W. et al. Urbanization affects refuge use and habituation to predators in a polymorphic lizard// *Anim. Behav.* 2017. V.123. P.359-367.
- Penteriani V., Ferrer M., Delgado M.D.M. Floater strategies and dynamics in birds, and their importance in conservation biology: towards an understanding of nonbreeders in avian populations// *Anim. Conserv.* 2011. V.14. №3. P.233-241.

- Perkins R.N. Movements of black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*) in a highly fragmented urban environment// Metamorphosis. University of Alberta, Augustana Campus, 2017. 10 pp.
- Petrelli A.R., Levenhagen M.J., Wardle R. et al. First to flush: the effects of ambient noise on songbird flight initiation distances and implications for human experiences with nature// Front. Ecol. Evol. 2017. V.5. P.67.
- Phillips J.N., Derryberry E.P. Urban sparrows respond to a sexually selected trait with increased aggression in noise// Sci.rep. 2018. V.8. №1. P.1-10.
- Pipoly I., Preiszner B., Sándor K. et al. Effects of extreme hot weather on the reproductive output of great tits (*Parus major* L.) in urban and natural habitats// bioRxiv. 2020.
- Porlier M., Garant D., Perret P., Charmantier A. Habitat-linked population genetic differentiation in the blue tit *Cyanistes caeruleus*// J. Hered. 2012. V.103. P.781–791.
- Portella A.K., Papantoni A., Paquet C. et al. Predicted **DRD4** prefrontal gene expression moderates snack intake and stress perception in response to the environment in adolescents// PloS one. 2020. V.15. №6. P.e0234601.
- Postma E., van Noordwijk A.J. 2005. Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale // Nature. V. 433. P. 65-68.
- Preiszner B., Papp S., Pipoly I. et al. Problem-solving performance and reproductive success of great tits in urban and forest habitats// Anim. cogn. 2017. V.20. №1. P.53-63.
- Procházka P., Stokke B.G., Jensen H., Fainová D., Bellinva E., Fossøy F., Vikan J.R., Bryja J., Soler M. Low genetic differentiation among reed warbler *Acrocephalus scirpaceus* populations across Europe// J. Avian Biol. 2011. V.42. P.103–13.
- Randers J. 2052: A Global Forecast for the Next Forty Years. Chelsea Green Publ., White River Junction, Vermont, 2012. 414 p.
- Rasner C.A., Yeh P., Eggert L.S. et al. Genetic and morphological evolution following a founder event in the dark-eyed junco, *Junco hyemalis thurberi*// Mol. Ecol. 2004. V.13. P.671–681.
- Read D.W. Working Memory: A Cognitive Limit to Non-Human Primate Recursive Thinking Prior to Hominid Evolution // Evolutionary Psychology. 2008. V.6. №4. P.676-714.
- Rebolo-Ifrán N., Carrete M., Sanz-Aguilar A. et al. Links between fear of humans, stress and survival support a non-random distribution of birds among urban and rural habitats// Sci.Rep. 2015. V.5. P.13723.
- Rebolo-Ifrán N., Tella J.L., Carrete M. Urban conservation hotspots: predation release allows the grassland-specialist burrowing owl to perform better in the city// Sci.Rep. 2017. V.7. №1. P.1-9.
- Reist C., Ozdemir V., Wang E. et al. Novelty seeking and the dopamine D4 receptor gene (**DRD4**) revisited in Asians: Haplotype characterization and relevance of the 2-repeat allele// Amer. J. Med. Genet. B: Neuropsych. Genet. 2007. V.144. №4. P.453-457.
- Reynolds S.J., Ibáñez-Álamo J.D., Sumasgutner P. et al. Urbanisation and nest building in birds: a review of threats and opportunities// J.Ornithol. 2019. V.160. P.1-20
- Reznick D. N., Ghalambor C.K., Crooks K. Understanding the Evolutionary Consequences of Predator Removal in Natural Communities: Experimental Studies of Evolution in Guppies as a Model System// Mol.Ecol. 2008. V.17. P.97-107.

- Richards J.S., Arias Vásquez A., Von Rhein D. et al. Adolescent behavioral and neural reward sensitivity: a test of the differential susceptibility theory// Transl. Psych. 2016. V.6. №4. P.e771-e771.
- Ríos-Chelén A.A., Lee G.C., Patricelli G.L. Anthropogenic noise is associated with changes in acoustic but not visual signals in red-winged blackbirds// Behav. ecol. sociobiol. 2015. V.69. №7. P.1139-1151.
- Rivera-López A., MacGregor-Fors I. Urban predation: a case study assessing artificial nest survival in a neotropical city// Urban Ecosystems. 2016. V.19. №2. P.649–655.
- Riyahi S., Sánchez-Delgado M., Calafell F. et al. Combined epigenetic and intraspecific variation of the **DRD4** and **SERT** genes influence novelty seeking behavior in great tit *Parus major*// Epigenetics. 2015. V.10. №6. P.516-525.
- Riyahi S., Björklund M., Mateos-Gonzalez F. et al. Personality and urbanization: behavioural traits and **DRD4** SNP830 polymorphisms in great tits in Barcelona city// J. Ethol. 2017. V.35. №1. P.101-108.
- Robb G.N., McDonald R.A., Chamberlain D.E. et al. Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season// Biology letters. 2008. V.4. №2. P.220-223.
- Robles H., Ciudad C. Floaters may buffer the extinction risk of small populations: an empirical assessment// Proc. Roy. Soc. B. 2017. V.284. №1853. P.20170074.
- Robles H., Ciudad C. Assessing the buffer effect of floaters by reinforcing local colonization in spatially structured populations// Anim. Conserv. 2020. P.1-7.
- Ronai Z., Szekely A., Nemoda Z. et al. Association between Novelty Seeking and the -521C/T polymorphism in the promoter region of the **DRD4** gene// Molecular psych. 2001. V.6. №1. P.35-38
- Rosenberg K.V., Dokter A.M., Blancher P.J. et al. Decline of the North American avifauna// Science. 2019. V.366. №6461. P.120-124.
- Rosin Z.M., Skórka P., Pärt T., et al. Villages and their old farmsteads are hot spots of bird diversity in agricultural landscapes// J. Appl.Ecol. 2016. V.53. №5. P.1363-1372.
- Roshnath R., Sinu P.A. Are the heronry birds adapting to urbanization?// Zoo's print. 2017. V.32. №12. P.27-33.
- Roussos P., Giakoumaki S.G., Bitsios P. Cognitive and emotional processing associated with the Season of Birth and dopamine D4 receptor gene// Neuropsych. 2010. V. 48. №13. P.3926-3933.
- Roth T.C., LaDage L.D., Pravosudov V.V. Learning capabilities enhanced in harsh environments: a common garden approach// Proc. R. Soc. B. 2010. V.277. P.3187–3193.
- Rubinstein M., Phillips T.J., Bunzow J.R. et al. Mice lacking dopamine D4 receptors are supersensitive to ethanol, cocaine, and methamphetamine// Cell. 1997. V.90. №6. P.991-1001.
- Rutkowski R., Rejt Ł., Szczuka A. Analysis of microsatellite polymorphism and genetic differentiation in urban and rural kestrels *Falco tinnunculus* (L.). // Pol. J. Ecol. 2006. V.54. P.473–480.
- Rutz C. The establishment of an urban bird population// J. Anim. Ecol. 2008. V.77. №5. P. 1008-1019.
- Ryabitsev V.K. Patterns and results of interspecific territorial relations in tundra skuas// Русск.орнит.ж. 1995. Т.4. №1-2. С.3-12.

- Sage B.L. The incidence of albinism and melanism in British birds// British birds. 1963. V.56. №11. P.409-416.
- Sakhvon V., Kövér L. Distribution and habitat preferences of the urban Woodpigeon (*Columba palumbus*) in the north-eastern breeding range in Belarus// Landsc.Urb.Plan. 2020. V.201. P.103846. doi:10.1016/j.landurbplan.2020.103846
- Salmón P., Jacobs A., Ahrén D. et al. Continent-wide genomic signatures of adaptation to urbanisation in a songbird across Europe// Nature comm. 2021. V.12. №1. P.1-14.
- Samia D. S., Blumstein D.T., Díaz M. et al. Rural-urban differences in escape behavior of European birds across a latitudinal gradient// Front. Ecol. Evol. 2017. V.5. P.66.
- Santini L., González-Suárez M., Russo D. et al. One strategy does not fit all: determinants of urban adaptation in mammals// Ecol. lett. 2019. V.22. №2. P.365-376.
- Sayol F., Maspons J., Lapedra O. et al. Environmental variation and the evolution of large brains in birds// Nature Comm. 2016. V.7. №1. P.1-8.
- Sayol F., Sol D., Pigot A. L. Brain Size and Life History Interact to Predict Urban Tolerance in Birds// Front.Ecol. Evolution. 2020. V.8. P.58.
- Sayol F., Downing P.A., Iwaniuk A.N. et al. Predictable evolution towards larger brains in birds colonizing oceanic islands// Nature comm. 2018. V.9. №1. P.1-7.
- Scales J., Hyman J., Hughes M. Behavioral syndromes break down in urban song sparrow populations// Ethology. 2011. V.117. №10. P.887-895.
- Schmidt L.A., Fox N.A., Hamer D.H. Evidence for a gene–gene interaction in predicting children's behavior problems: Association of serotonin transporter short and dopamine receptor D4 long genotypes with internalizing and externalizing behaviors in typically developing 7-year-olds// Devel. Psychopath. 2007. V.19. №4. P.1105-1116.
- Shah A.A., Sjovold T., Treit D. Selective antagonism of medial prefrontal cortex D4 receptors decreases fear-related behaviour in rats// Europ. J. Neurosci. 2004. V.19. №12. P.3393-3397.
- Seaman M.I., Fisher J.B., Chang F.M. et al. Tandem duplication polymorphism upstream of the dopamine D4 receptor gene (*DRD4*)// Amer. J. Med. Genet. 1999. V.88. №6. P.705-709.
- Seaman M.I., Chang F.M., Deinard A.S. et al. Evolution of exon 1 of the dopamine D4 receptor (*DRD4*) gene in primates// J. Exper. Zool. 2000. V.288. №1. P.32-38.
- Selous F.C. Travel & Adventure in South-East Africa. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 2011. 532 pp.
- Senar J.C., Borrás A., Cabrera J., Cabrera T., Björklund M. Local differentiation in the presence of gene flow in the citril finch *Serinus citrinella*// Biol.Lett. 2006. V.2. №1. P. 85-87.
- Senar J.C., Garamszegi L.Z., Tilgar V. et al. Urban great tits (*Parus major*) show higher distress calling and pecking rates than rural birds across Europe// Front. Ecol. Evol. 2017. V.5. P.163.
- Sepp T., McGraw K.J., Kaasik A. et al. A review of urban impacts on avian life-history evolution: Does city living lead to slower pace of life?// Glob. change biol. 2018. V.24. №4. P. 1452-1469.
- Sepp T., McGraw K. J., Giraudeau M. Urban Sexual Selection// Urban Evolutionary Biology. M. Szulkin, J. Munshi-South, A. Charmanier (Ed.). Oxf.: Oxf. Univ.y Press, 2020. P.234-250

- Seress G., Lipovits Á., Bókony V. et al. Quantifying the urban gradient: a practical method for broad measurements// *Landsc. Urb. Plann.* 2014. V. 131. P. 42-50.
- Serretti A., Macchiardi F., Catalano M. et al. Genetic variants of dopamine receptor D4 and psychopathology// *Schiz. Bull.* 1999. V.25. №3. P.609-618.
- Seto K.C., Fragkias M., Güneralp B., Reilly M. K. A meta-analysis of global urban land expansion// *PLoS one*. 2011. V.6. №8. P. E23777.
- Seto K.C., Güneralp B., Hutyra L.R. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools// *PNAS*. 2012. V.109. №40. P.16083-16088.
- Shannon G., Crooks K.R., Wittemyer G. et al. Road noise causes earlier predator detection and flight response in a free-ranging mammal// *Behav. Ecol.* 2016. V.27. №5. P.1370-1375.
- Shapiro B. J., Garant D., Wilkin T.A., Sheldon B.C. An experimental test of the causes of small-scale phenotypic differentiation in a population of great tits// *J. Evol. Biol.* 2006. V.19. №1. P.176-183.
- Shenoy K., Crowley P.H. Endocrine disruption of male mating signals: ecological and evolutionary implications// *Funct.Ecol.* 2011. V.25. №3. P.433-448.
- Shimada M.K., Inoue-Murayama M., Ueda Y. et al. Polymorphism in the second intron of dopamine receptor D4 gene in humans and apes// *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 2004. V.316. №4. P.1186-1190.
- Sih A., Bell A., Johnson J.C. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview// *Trend. ecol. evol.* 2004. V.19. №7. P.372-378.
- Sih A., del Giudice M. Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective// *Phil.Trans. R. Soc.B.* 2012. V.367. P.2762-2772.
- Silva P.A., Trigo S., Marques C.I. et al. Experimental evidence for a role of dopamine in avian personality traits// *J. Exp. Biol.* 2020. V.223. №3.
- Smith A.C.M., Munro U., Figueira W.F. Modelling urban populations of the Australian White Ibis (*Threskiornis molucca*) to inform management// *Popul. ecol.* 2013. V.55. №4. P.567-574.
- Snell-Rood E.C., Wick N. Anthropogenic environments exert variable selection on cranial capacity in mammals// *Proc.Roy.Soc.B.* 2013. V.280. №1769. P.20131384.
- Sol D., González-Lagos C., Moreira D. et al. Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity// *Ecology letters.* 2014. V.17. №8. P.942-950.
- Sol D., Lapiedra O., González-Lagos C. Behavioural adjustments for a life in the city// *Anim. Behav.* 2013. V.85. №5. P.1101-1112.
- Sol D., Lapiedra O., Ducatez S. Cognition and Adaptation to Urban// *Urban Evolutionary Biology*. M. Szulkin, J. Munshi-South, A. Charmanier (Ed.). Oxf.: Oxf. Univ. Press, 2020. Chapt.15. P.253-265.
- Sol D., Maspons J., Gonzalez-Voyer A. et al. Risk-taking behavior, urbanization and the pace of life in birds// *Beh.Ecol.Sociobiol.* 2018. V.72. №3. P.59-68.
- Sol D., Maspons J., Vallosera M., et al. Unraveling the Life History of Successful Invaders// *Science*. 2012. V.337. P.580-584.
- Sol D., Sayol F., Ducatez S., Lefebvre L. The life-history basis of behavioural innovations// *Phil. Transact. Roy. Soc. B.* 2016. V.371. №1690. P.20150187
- Spehar S.N., Sheil D., Harrison T. et al. Orangutans venture out of the rainforest and into the Anthropocene// *Science Adv.* 2018. V.4. №6. P.e1701422.

- Spelt A., Soutar O., Williamson C. et al. Urban gulls adapt foraging schedule to human-activity patterns// *Ibis*. 2021. V.163. №1. P.274-282.
- Spoelstra K., Visser M.E. The impact of artificial light on avian ecology// *Avian Urban Ecology. Behavioural and Physiological Adaptations*. Eds. Diego Gil & Henrik Brum. Oxford Univ. Press, 2014. P.21-28.
- Sprau P., Dingemanse N.J. An approach to distinguish between plasticity and non-random distributions of behavioral types along urban gradients in a wild passerine bird// *Front. Ecol. Evol.* 2017. V.5. №92.
- Staes N., Guevara E.E., Helsen P. et al. The *Pan* social brain: An evolutionary history of neurochemical receptor genes and their potential impact on sociocognitive differences// *J. Hum. Evol.* 2021. V.152. P.102949.
- Stanback M.T., Burke T.H. Neophobia in Common Feeder Birds of a Southeastern Suburb// *Southeast. Nat.* 2020. V.19. №2. P.333-338.
- Stavropoulos K.K., Carver L.J. Research review: social motivation and oxytocin in autism—implications for joint attention development and intervention// *J. Child Psy. Psychiatr.* 2013. V.54. №6. P.603-618.
- Stracey C.M., Robinson S.K. Are urban habitats ecological traps for a native songbird? Season-long productivity, apparent survival, and site fidelity in urban and rural habitats// *J. Avian Biol.* 2012. V.43. №1. P.50-60.
- Strange B.A., Gartmann N., Brennkemeyer J. et al. Dopamine receptor 4 promoter polymorphism modulates memory and neuronal responses to salience// *NeuroImage*, 2014. V.84. P.922-931.
- Strickland H. Observations upon the Affinities and Analogies of Organized Beings // *Mag. of Nat. Hist.* 1840. Second series. №4. P.219–226.
- Strickland H. On the true method of discovering the natural system in zoology and botany // *Annals and Magazine of Natural History*. 1841. V.6. №36. P.184–194, plate 8.
- Strickland H. On the structural relations of organized beings // *The Philosophical Magazine*. 1846. Third ser. №28. P.354–364.
- Strobel A., Spinath F.M., Angleitner A. et al. Lack of association between polymorphisms of the dopamine D4 receptor gene and personality// *Neuropsychobiol.* 2003. V.47. №1. P.52-56.
- Suri J., Sumasgutner P., Hellard É. et al. Stability in prey abundance may buffer Black Sparrowhawks *Accipiter melanoleucus* from health impacts of urbanization// *Ibis*. 2017. V.159. №1. P.38-54.
- Suslov V.V. Par force evolution as a mechanism for rapid adaptation// *Paleontological Journal*. 2013. V.47. №9. P.1048-1055.
- Suslov V.V. Adaptation and biological time// *The 10th Int. Conf. on Bioinformatics of genome regulation and structure/systems biology (BGRS/SB-2016)*. Novosibirsk: IC&G, 2016. P.305.
- Suslov V.V. Ontology of homologous series// *BGRS/SB-2018. The 11th International Conference//Integrative Bioinformatics and Systems Biology (WIBSB-2018)*. First Sino-Russian Workshop. 22–23 August, 2018. Abstracts. Novosibirsk, ICG SB RAS, 2018. P. 61. DOI 10.18699/WIBSB-2018-46.
- Suslov V., Ponomarenko, M., Rasskazov, D. Homology and Vavilov's law of homologous series. Urbanization, domestication and destabilisation// *Thesis of*

- Moscow conference in computational molecular biology (MCCMB). M., 2019 12 pp. <http://mccmb.belozersky.msu.ru/2019/thesis/MCCMB2019/abstracts/116.pdf>
- Suslov V., Ponomarenko M., Rasskazov D. Homologous series. Law or rule? //The 14th Int. Conf. on Bioinformatics of genome regulation and structure/systems biology (BGRS/SB-2020). Novosibirsk: IC&G, 2020. P.255-256.
- Swainson W. A Preliminary Discourse on the Study of Natural History. L.: Longman, Rees, Orme, Brown, Green & Longman, and J. Taylor, 1834. 473 pp.
- Swainson W. A Treatise on the Geography and Classification of Animals. London: Longman, Rees, Orme, Brown, Green & Longman, and J. Taylor, 1835. 392 pp.
- Symonds M.R., Weston M.A., Van Dongen W.F. et al. Time since urbanization but not encephalisation is associated with increased tolerance of human proximity in birds// Front. Ecol. Evol. 2016. V.4. №117.
- Takeuchi H., Tomita H., Taki Y. et al. Cognitive and neural correlates of the 5-repeat allele of the dopamine D4 receptor gene in a population lacking the 7-repeat allele// Neuroimage. 2015. V.110. P.124-135.
- Tan T., Wang W., Williams J. et al. Stress exposure in dopamine D4 receptor knockout mice induces schizophrenia-like behaviors via disruption of GABAergic transmission// Schizophr. Bull. 2019. V.45. №5. P.1012-1023.
- Tátte K., Ibáñez-Álamo J.D., Markó G. et al. Antipredator function of vigilance re-examined: vigilant birds delay escape// Anim. Behav. 2019. V.156. P.97-110.
- Tátte K., Møller A.P., Mänd R. Towards an integrated view of escape decisions in birds: relation between flight initiation distance and distance fled// Anim. Behav. 2018. V.136. P.75–86.
- Theofanopoulou C., Gastaldon S., O'Rourke T., et al. Self-domestication in *Homo sapiens*: Insights from comparative genomics// PloS One. 2017. V.12. №10. P.e0185306.
- Thompson M.J., Evans J.C., Parsons S. et al. Urbanization and individual differences in exploration and plasticity// Behav. Ecol. 2018. V.29. №6. P.1415-1425.
- Timm K., Koosa K., Tilgar V. The serotonin transporter gene could play a role in anti-predator behaviour in a forest passerine// J. Ethol. 2019. V.37. №2. P.221-227.
- Tomasevic J.A., Marzluff J.M. Use of suburban landscapes by the Pileated Woodpecker (*Dryocopus pileatus*) // The Condor. 2018. V.120. №4. P.727-738.
- Tomasevic J.A., Marzluff J.M. Roosting, reproduction, and survivorship of Pileated Woodpeckers (*Dryocopus pileatus*) in a suburban setting// Avian Cons.Ecol. 2020. V.15. №1.
- Tomialojc L. The urban population of the woodpigeon *Columba palumbus* Linnaeus 1758 in Europe; its origin, increase and distribution// Acta zool crakow. 1976. Tom XXI. №18. P.585-632.
- Tonnis B., Grant P.R., Grant B.R., Petren K. Habitat selection and ecological speciation in Galápagos warbler finches (*Certhidea olivacea* and *Certhidea fusca*)// Proc. R. Soc. Lond. B. 2005. V.272. P.819–826.
- Trefilov A., Krawczak M., Berard J. et al. DNA sequence polymorphisms in genes involved in the regulation of dopamine and serotonin metabolism in rhesus macaques. Electrophoresis. 1999. V.20. №8. P.1771-1777.
- Tryjanowski P., Morelli F., Skórka P., et al. Who started first? Bird species visiting novel bird feeders// Sci. Rep. 2015. V.5. P.11858
- Tryjanowski P., Møller A.P., Morelli F. et al. Urbanization affects neophilia and risk-taking at bird-feeders// Sci.Rep. 2016. V.6. P.28575.

- Tsuchimine S., Yasui-Furukori N., Kaneda A. et al. Minor genetic variants of the dopamine D4 receptor (**DRD4**) polymorphism are associated with novelty seeking in healthy Japanese subjects// *Progr. in Neuro-Psychopharm. Biol. Psych.* 2009. V.33. №7. P.1232-1235.
- Uchida K., Suzuki K.K., Shimamoto T. et al. Decreased vigilance or habituation to humans? Mechanisms on increased boldness in urban animals// *Behav.Ecol.* 2019. V.30. №6. P.1583-1590.
- Uhen M.D. The origin(s) of whales// *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 2010. V.38. P.189-219
- Uzefovsky F., Shalev I., Israel S. et al. The dopamine D4 receptor gene shows a gender-sensitive association with cognitive empathy: evidence from two independent samples// *Emotion.* 2014. V.14. №4. P.712.
- Valente J.J., Nelson S.K., Rivers J.W. et al. Experimental evidence that social information affects habitat selection in Marbled Murrelets// *The Auk.* 2021. V.138. №2. P. Ukaa086.
- Vandenbergh D.J., Zonderman A.B., Wang J. et al. No association between novelty seeking and dopamine D4 receptor (**D4DR**) exon III seven repeat alleles in Baltimore Longitudinal Study of Aging participants// *Mol. Psych.* 1997. V.2. №5. P.417-419.
- Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // *J. Genet.* 1922. V.12. №1. P. 47—89. *цит.по: Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. С.23-55.*
- Verhulst E.C., Mateman A.C., Zwier M.V. et al. Evidence from pyrosequencing indicates that natural variation in animal personality is associated with **DRD4** DNA methylation// *Mol.Ecol.* 2016. V.25. P.1801–1811
- Villaseñor N.R., Chiang L.A., Hernández H.J. et al. Vacant lands as refuges for native birds: An opportunity for biodiversity conservation in cities// *Urban Forestry & Urban Greening.* 2020. V.49. P.126632.
- Vincze E., Seress G., Lagisz M. et al. Does urbanization affect predation of bird nests? A meta-analysis// *Front. Ecol. Evol.* 2017. V.5. P.29.
- Vincze E., Papp S., Preiszner B. et al. Habituation to human disturbance is faster in urban than rural house sparrows// *Behav.Ecol.* 2016. V.27. №5. P.1304-1313.
- Vincze E., Pipoly I., Seress G. et al. Great tits take greater risk toward humans and sparrowhawks in urban habitats than in forests// *Ethology.* 2019. V.125. №10. P.686-701.
- Wallace A.R. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type // *Ternate, February, 1858.* http://rpddata.caltech.edu/courses/PBoC%20ASTAR/files_2011/articles/Ternate%201858%20Wallace.pdf
- Wan M., Hejjas K., Ronai Z. et al. **DRD4** and **TH** gene polymorphisms are associated with activity, impulsivity and inattention in Siberian Husky dogs// *Anim. Genet.* 2013. V.44. №6. P.717-727.
- Wang E., Ding Y.C., Flodman P. et al. The genetic architecture of selection at the human dopamine receptor D4 (**DRD4**) gene locus// *The Amer. J. Hum. Gen.* 2004. V.74. №5. P.931-944.
- Wat K.K., Herath A.P., Rus A.I. et al. Space use by animals on the urban fringe: interactive effects of sex and personality// *Behav.Ecol.* 2020. V.31. №2. P.330-339.
- Walsh S., Goulet C.T., Wong B.B. et al. Inherent behavioural traits enable a widespread lizard to cope with urban life// *J. Zool.* 2018. V.306. №3. P.189-196.

- Watson H., Videvall E., Andersson M.N. et al. Transcriptome analysis of a wild bird reveals physiological responses to the urban environment// Sci. Rep. 2017. V.7. P.44180.
- Weaver M., Hutton P., McGraw K.J. Urban house finches (*Haemorrhous mexicanus*) are less averse to novel noises, but not other novel environmental stimuli, than rural birds// Behaviour. 2019. V.156. №13-14. P.1393–1417.
- Weaver M., Ligon R.A., Mousel M. et al. Avian anthropobia? Behavioral and physiological responses of house finches (*Haemorrhous mexicanus*) to human and predator threats across an urban gradient// Landsc.Urb.Plan. 2018. V.179. P.46-54.
- Weaving M.J., White J.G., Isaac B. et al. Adaptation to urban environments promotes high reproductive success in the tawny frogmouth (*Podargus strigoides*), an endemic nocturnal bird species// Landsc. Urb. Plan. 2016. V.150. P.87-95.
- Weiss J.M. Effects of coping behavior in different warning signal conditions on stress pathology in rats. Effects of punishing the coping response (conflict) on stress pathology in rats // J. Comp. Physiol. Psychol. 1971. V. 77. P. 1–21.
- Wells T.T., Beevers C.G., Knopik V.S. et al. Dopamine D4 receptor gene variation is associated with context-dependent attention for emotion stimuli// Int. J. Neuropsychopharmac. 2013. V.16. №3. P.525-534.
- Wilson S., Schuster R., Rodewald A.D. et al. Prioritize diversity or declining species? Trade-offs and synergies in spatial planning for the conservation of migratory birds in the face of land cover change// Biol.Conserv. 2019. V.239. P.108285.
- Wingfield J.C. Kitaysky A.S. Endocrine responses to unpredictable environmental events: stress or anti-stress hormones? // Integr. Comp. Biol. 2002. V.42. P.600–609.
- Wingfield J.C., Ramenofsky M. Hormones and the behavioral ecology of stress// Stress Physiology in Animals. Ed. P.H.N. Balm. Sheffield Academic Press, Sheffield. P.1-51.
- Wingfield J.C. Silverin B. Ecophysiological studies of hormone-behavior relations in birds// Hormones, Brain and Behavior. Eds. D.W. Pfaff, A.P. Arnold, A.M. Etgen, S.E. Fahrbach, R.T. Rubin. Academic Press, San Diego, 2002. V.2. P.587–647.
- Winker K. The concept of floater// Ornitol. Neotrop. 1998. V.9. №2. P.111-119.
- Wobber V., Hare B., Maboto J. et al. Differential changes in steroid hormones before competition in bonobos and chimpanzees// PNAS. 2010a. V.107. №28. P.12457-12462.
- Wobber V., Wrangham R., Hare B. Bonobos exhibit delayed development of social behavior and cognition relative to chimpanzees// Curr.Biol. 2010b. V.20. P.226e230.
- Wolterreck R. Bemerkungen über die Begriffe "Reaktions-Norm" und "Klon" // Biologisches Zentralblatt. 1928. Bd. 48. S. 167-172.
- Wood E.M., Esaian S. The importance of street trees to urban avifauna// Ecol. Appl. 2020. P. e02149. 10.1002/eap.2149
- Wurth A. Behavior and genetic aspects of boldness and aggression in urban coyotes (*Canis latrans*). PhD diss., the Ohio State Univ., 2018. 192 pp.
- Xie Z., Maddox W.T., Knopik V.S. et al. Dopamine receptor D4 (*DRD4*) gene modulates the influence of informational masking on speech recognition// Neuropsychol. 2015. V.67. P.121-131.
- Zadesenets K.S., Schärer L., Rubtsov N. B. New insights into the karyotype evolution of the free-living flatworm *Macrostomum lignano* (Platyhelminthes, *Turbellaria*)// Sci. Rep. 2017. V.7. №1. P.1-9.

- Zhang K., Grady C.J., Tsapakis E.M. et al. Regulation of working memory by dopamine D4 receptor in rats // *Neuropsychopharmacology*. 2004. V.29. №9. P.1648-1655.
- Zanette L.Y., Clinchy M. Ecology of fear// *Curr. Biol*. 2019. V.29. №9. P.R309-R313.
- La Zerte S.E., Otter K.A., Slabbekoorn H. Mountain chickadees adjust songs, calls and chorus composition with increasing ambient and experimental anthropogenic noise// *Urban Ecosyst*. 2017. V.20. №5. P.989-1000.
- Zhong S., Israel S., Shalev I. et al. Dopamine D4 receptor gene associated with fairness preference in ultimatum game// *PLoS One*. 2010. V.5. №11. P.e13765.
- Zohsel K., Buchmann A.F., Blomeyer D. Et al. Mothers' prenatal stress and their children's antisocial outcomes—a moderating role for the Dopamine D4 Receptor (**DRD4**) gene// *J. child psych. Psychiatry*. 2014. V.55. №1. P. 69-76.

